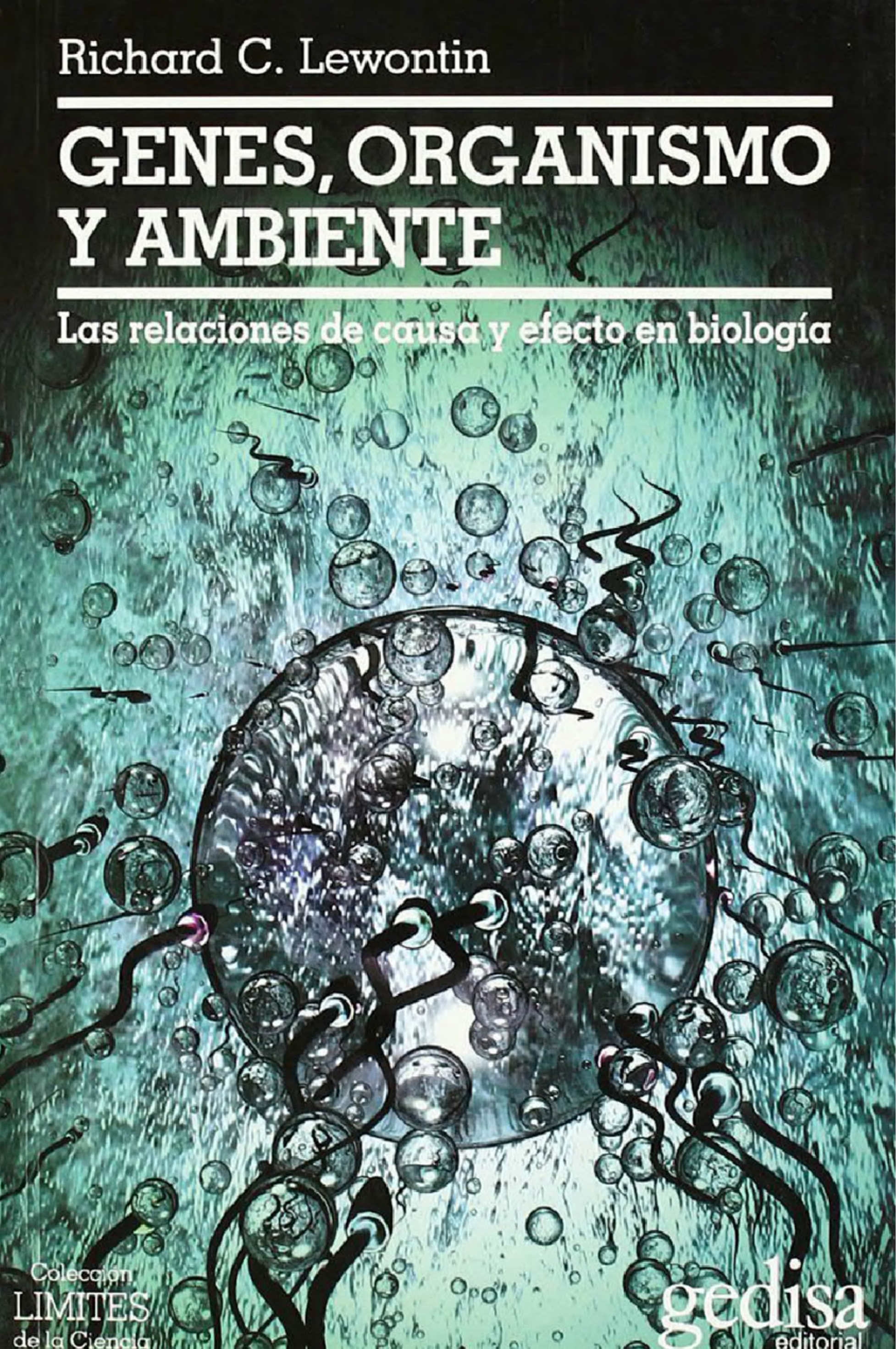
Richard C. Lewontin

GENES, ORGANISMO Y AMBIENTE

Las relaciones de causa y efecto en biología



Colección
LIMITES
de la Ciencia

gedisa
editorial

Richard C. Lewontin

GENES, ORGANISMO Y AMBIENTE

Las relaciones de causa y efecto en biología

En muchos ejemplos fascinantes, Lewontin muestra que la historia del desarrollo de un organismo es la consecuencia única de dos factores: sus genes y las incidencias de los entornos en los que se ha encontrado a lo largo de su vida. Sin embargo, estas dos influencias están sujetas, a su vez, al efecto de eventos contingentes al nivel celular. Además, no existe una separación distinguible entre las fuerzas externas e internas. El entorno de un organismo no es una propiedad fija del mundo exterior, sino algo creado por las actividades de la vida del organismo, que construye, modifica y selecciona los aspectos que para él son relevantes.

Ante la extrema complejidad de estos procesos, no sirve de nada refugiarse en un holismo ingenuo y oscurantista. Pese a muchas preguntas aún abiertas, la biología sólo progresa gracias al análisis de las partes que componen un organismo. El gran problema es que no hay una manera única de definir las partes y sus conexiones.

Para comprender los misterios de «causa y efecto» que dan lugar a los cambios evolutivos hay que analizar siempre de nuevo las funciones, delimitaciones e influencias recíprocas de todos los componentes.

Richard C. Lewontin, profesor de investigación de la Universidad de Harvard y del Museo de Zoología comparada de Cambridge (Mass.), es uno de los biólogos evolucionistas y teóricos de la ciencia más importantes de la actualidad. Se dedica especialmente a relacionar la estructura teórica de la genética y la evolución con fenómenos sociales. Entre sus libros cabe destacar *La diversidad humana*, *No está en los genes*, *Crítica al racismo biológico* y *La base genética de la evolución*.

gedisa editorial

Colección LIMITES de la Ciencia

Código 406036

ISBN 84-7432-800-4

9 788474 328004

Editorial Gedisa ofrece
los siguientes títulos en su

Colección
LÍMITES DE LA CIENCIA

JOHN D. BARROW	*Imposibilidad* Los límites de la ciencia y la ciencia de los límites
CLAUS EMMECHE	*Vida simulada en el ordenador* La ciencia naciente de la vida artificial
HOWARD RHEINGOLD	*La comunidad virtual* La conquista de la frontera electrónica
JOSEF BRAUNER Y ROLAND BICKMANN	*La sociedad multimedia*
COLOQUIO DE CERISY	*El tiempo y el devenir*
THOMAS F. LEE	*El Proyecto Genoma Humano*
MIGUEL MARTÍNEZ MIGUÉLEZ	*El paradigma emergente* Hacia una nueva teoría de la racionalidad científica
N. KATHERINE HAYLES	*La evolución del caos* El orden dentro del desorden en las ciencias contemporáneas
K. ERIC DREXLER	*La nanotecnología* El surgimiento de las máquinas de creación

(sigue en pág. 124)

GENES, ORGANISMO Y AMBIENTE

Las relaciones de causa y efecto en biología

Richard C. Lewontin

gedisa
editorial

Título original: *Gene, organismo e ambiente*
© 1998, Gius. Laterza & Figli

Traducción: Alberto L. Bixio

Ilustración de cubierta: Juan Santana

Preimpresión:
Editor Service S.L.
Diagonal 299 entresol 1ª – 08013 Barcelona

Primera edición: noviembre del 2000, Barcelona

Derechos reservados para todas
las ediciones en lengua castellana

© Editorial Gedisa, S.A.
Paseo Bonanova, 9 1º 1ª
08022 Barcelona
Tel 93 253 09 04
Fax 93 253 09 05
Correo electrónico: gedisa@gedisa.com
http://www.gedisa.com

ISBN: 84-7432-800-4
Depósito legal: B.44986/2000

Impreso por: Romanyà Valls
Verdaguer 1 – Capellades

Impreso en España
Printed in Spain

Licencia Creative Commons 4.0 Internacional
(Atribución-No comercial-Compartir igual)

Índice

1 Gen y organismo:
el problema del desarrollo.....9

2 Organismo y ambiente:
la metáfora de la adaptación 47

3 El todo y las partes:
causas y efectos en biología 81

Fuentes de las ilustraciones 123

1

Gen y organismo: el problema del desarrollo

No es posible ocuparse de ciencia sin utilizar un lenguaje rico en metáforas. En teoría, todo el cuerpo de la ciencia moderna es un intento de explicar fenómenos de los cuales los seres humanos tienen una experiencia directa, aunque hace referencia a fuerzas y procesos que no podemos percibir directamente porque son demasiado pequeños, como las moléculas, o demasiado grandes, como todo el universo conocido; o bien se refiere al resultado de fuerzas que nuestros sentidos no pueden captar, como el electromagnetismo o incluso al resultado de interacciones extremadamente complejas, como el nacimiento de un organismo individual desde el momento en que queda concebido en forma de un óvulo fecundado.

Para que tales explicaciones no sean sólo proposiciones formales expresadas en un lenguaje técnico inventado, sino que estén basadas en la comprensión del mundo que hemos logrado con nuestra experiencia cotidiana, debemos recurrir al empleo de un lenguaje metafórico. Los físicos hablan de "ondas" y de "partículas", aunque no haya medio alguno en que se mueven esas "ondas" y pese a que dichas "partículas" no tengan consistencia alguna. Los biólogos hablan de los

genes como "programas" y del ADN como "información". En realidad, todo el cuerpo de conocimientos de la ciencia moderna se apoya en la metáfora del mundo entendido como máquina, una metáfora introducida por Descartes en la quinta parte de su *Discurso del método* para comprender el funcionamiento de los organismos, pero que luego fue generalizada y llegó a ser una manera de interpretar todo el universo. "Hasta ahora he descrito esta Tierra y en general todo el mundo visible, como si fuese solamente una máquina, de la cual sólo debamos considerar las formas y los movimientos de sus partes." (*Los principios de la filosofía*, IV).

Aunque al pensar la naturaleza no podemos prescindir del empleo de las metáforas, a veces corremos el riesgo de confundir la metáfora con la cosa real. Dejamos de ver el mundo "como si" fuese una máquina y comenzamos a pensar que es una máquina. En consecuencia, las propiedades que atribuimos al objeto que nos interesa y las preguntas que nos hacemos sobre él terminan por reforzar la imagen metafórica originaria, de suerte que terminan por desvanecerse aquellos aspectos del sistema que no entran en el enfoque metafórico adoptado. Como ha dicho Norbert Wiener, "el precio de la metáfora es la eterna vigilancia".

Uno de los problemas centrales de la biología, no sólo para los biólogos, sino también para el público en general, es la cuestión del origen de las semejanzas y de las diferencias entre organismos individuales. ¿Por qué algunos son bajos y otros altos? ¿Por qué algunos son gordos y otros delgados, algunos inteligentes y otros tontos? ¿Por qué algunos tienen éxito y otros fracasan? Al comienzo de su vida cada uno de nosotros está constituido por una célula única, un óvulo fecundado que no es ni alto ni bajo, ni inteligente ni tonto. En virtud de una serie de divisiones celulares, de diferen-

ciaciones y movimientos de los tejidos, gradualmente se va formando todo un organismo que tiene una parte anterior y una parte posterior, un adentro y un afuera y una serie de órganos que interactúan unos con otros de manera compleja. Cambios de dimensiones, de formas y de función se verifican continuamente en el curso de la vida hasta el momento de la muerte. Con el paso del tiempo nos hacemos, al principio más altos y luego más bajos, nuestros músculos se fortalecen y luego se debilitan, nuestro cerebro adquiere más informaciones que luego parecen perderse. El término técnico para definir estos cambios que caracterizan la vida es "desarrollo" y el estudio de este proceso se llama "biología del desarrollo" (o, para decirlo en términos cognitivos y de comportamiento, "psicología del desarrollo"). Pero el término "desarrollo" es una metáfora que exige una interpretación de la naturaleza del proceso. "Desarrollo" (en inglés *development*, en italiano, *sviluppo*, en alemán *Entwicklung*) significa literalmente el desenvolvimiento de algo que ya está presente y de alguna manera preformado; se trata de la misma palabra que en muchos idiomas se emplea para designar el proceso de revelado de una imagen fotográfica: la imagen ya está presente de manera inmanente en la película impresionada por la luz y el procedimiento de "desarrollo" (revelado) simplemente hace visible esa imagen latente. Ésta es exactamente la concepción que la biología del desarrollo tiene del desarrollo de los organismos. Hoy la biología del desarrollo se basa enteramente en los genes, en tanto que el ambiente desempeña sólo el papel de un factor de fondo. Se afirma que los genes contenidos en el óvulo fecundado determinan el estado final del organismo, mientras que el ambiente en el cual tiene lugar el desarrollo aporta sencillamente una serie de condiciones que permiten que los genes se expresen, del mismo

modo como en una película impresionada por la luz, una vez que se la sumerge en el líquido de revelado a la temperatura justa hace aparecer la imagen ya presente en la película de manera inmanente.

Uno de los problemas fundamentales de la ciencia premoderna era el conflicto entre la teoría preformista y la teoría epigenética del desarrollo. Según la primera, el organismo adulto estaba ya contenido en miniatura dentro del esperma y el desarrollo era el crecimiento y la consolidación de ese ser en miniatura. En algunos manuales de biología moderna se muestra a menudo, como ejemplo de las peregrinas nociones del pasado, un dibujo del siglo XVIII que representa a un minúsculo homúnculo encerrado en un espermatozoon. En cambio, la teoría epigenética sostenía que el organismo no estaba ya formado en el óvulo fecundado, sino que constituía el resultado de profundos cambios de forma que se verificaban durante la embriogénesis. Por lo general se dice que la concepción epigenética se impuso decididamente sobre la doctrina preformista. Después de todo, nada podría parecernos más absurdo que la imagen de un minúsculo hombrecillo encerrado en el interior de un espermatozoon. Pero en realidad triunfó la teoría preformista, porque no existe ninguna diferencia esencial, como no sea en los detalles técnicos, entre la idea de que el organismo está ya completamente formado en el óvulo fecundado y la idea de que este último contenga todo el programa del organismo y todas las informaciones necesarias para determinarlo.

El hecho de que usemos el concepto "desarrollo" para describir los cambios sufridos por un organismo en el curso de su vida no significa tan sólo que el lenguaje de que disponemos condiciona nuestras ideas. Cuando se decidió transformar una lengua antigua como el hebreo en una lengua moderna dotada de vocabulario técnico, la palabra elegida que indica el desa-

rrollo de un organismo fue la misma que indicaba el desarrollo [revelado] de una película, sólo que en su forma reflexiva, a saber, un organismo "se desarrolla". Además, también la palabra "evolución" tiene el significado de desenvolvimiento, y antes de Darwin toda la historia de la vida en la tierra se veía como una serie ordenada de estadios inmanentes que se iban manifestando. Aunque Darwin liberó a la teoría de este elemento de predeterminación, su propia historia intelectual ha dejado sus huellas en la palabra. En el empleo de estos términos se refleja una convicción profunda: la historia individual de los organismos y su historia colectiva, o evolutiva, están determinadas por fuerzas internas, por un programa innato del cual los seres vivos no son otra cosa que manifestaciones externas. Hemos heredado de Platón esta convicción de la visión tipológica de la naturaleza, según la cual los hechos materiales, que pueden diferir más o menos unos de otros, son realizaciones imperfectas y accidentales de tipos ideales. Lo real es lo ideal visto "oscuramente a través de un vidrio". Esta era la concepción de las especies que ha predominado hasta nuestro siglo. A cada especie le correspondía la descripción de un "tipo", el cual era un ejemplar real depositado en una especie de muestra de colección, en tanto que todos los otros ejemplares de la especie, que constituían variaciones del "tipo", se consideraban como realizaciones imperfectas del modelo ideal. El problema de la biología era, en aquella época, el de suministrar una descripción correcta, anatómica y funcional de los "tipos" y explicar su origen. La actual biología evolucionista refuta estas ideas platónicas y sostiene que la realidad que hay que explicar está constituida por las efectivas variaciones que hay entre un organismo y otro. Este cambio de enfoque es la consecuencia de la afirmación de la concepción darwiniana, según la cual las varia-

ciones que presentan los organismos constituyen la base material de la que dependen las modificaciones evolutivas.

La contraposición entre la moderna teoría platónica del desarrollo y la teoría darwiniana de la evolución es la contraposición de dos modos de explicar los cambios sufridos por los sistemas con el paso del tiempo. La teoría del desarrollo es una teoría transformacional del cambio. En las teorías transformacionales, todo un conjunto de objetos se modifica porque cada individuo contenido en el conjunto vive la misma historia dominada por las mismas leyes. El cosmos evoluciona porque todas las estrellas que inicialmente tienen la misma masa pasan por la misma secuencia de transformaciones termonucleares y gravitacionales antes de alcanzar una posición previsible dentro del ámbito de la secuencia principal. Consideradas como grupo, las personas de setenta años tienen más cabellos grises y una memoria más débil que las personas de treinta y cinco años, porque el cuerpo y la mente de todos los individuos del grupo han envejecido. La teoría darwiniana de la evolución orgánica se basa, en cambio, en un modelo variable del cambio. Un conjunto de individuos cambia, no porque cada individuo esté pasando por un desarrollo paralelo, sino porque existen variaciones entre los individuos y algunas variantes viven más y dejan más herederos que otras. En suma, el grupo se modifica en su conjunto en virtud de un cambio de la proporción de las diversas variantes, cuyas propiedades intrínsecas no cambian. Si los insectos se han hecho más resistentes a los insecticidas, esto se debe no a que cada individuo esté adquiriendo una resistencia cada vez mayor en el curso de la vida, sino a que las variantes más resistentes sobreviven y se reproducen, en tanto que los organismos más débiles perecen.

La diferencia entre estos dos modelos del proceso de cambio implica una diferencia de las problemáticas en el seno de las disciplinas biológicas que se rigen por tales modelos. En el centro de la atención de los evolucionistas está la diferencia entre organismos individuales y la diferencia entre especies conexas. La variación es el objeto primario de dichas investigaciones. Es necesario explicar sus causas e insertar esa variación en las teorías explicativas del origen y de la evolución de las especies. Las semejanzas entre organismos se conciben esencialmente como la consecuencia histórica de una descendencia común: a saber, son las semejanzas que esperamos ver entre parientes cercanos, antes que el resultado de leyes funcionales. En realidad, toda la ciencia taxonómica, cuyo objeto es reconstruir las relaciones y los esquemas de parentesco entre especies, utiliza como únicos datos los esquemas de semejanza observados. En cambio, a los biólogos del desarrollo no les interesan las variaciones que puedan presentar organismos individuales y ni siquiera aquellas entre las especies. Consideran dichas variaciones un fastidio y las ignoran en todos los casos en que pueden hacerlo. En el centro de su interés está el conjunto de mecanismos comunes a todos los individuos y con preferencia a todas las especies. La biología del desarrollo no se preocupa por explicar las extraordinarias variaciones anatómicas y de conducta que encontramos hasta en los hijos de la misma madre y del mismo padre, variaciones que nos permiten distinguir a un individuo del otro. Ni siquiera las grandes diferencias entre las especies interesan a esta ciencia. Si un biólogo del desarrollo se pregunta alguna vez por qué los seres humanos y los chimpancés son tan diferentes, lo hace para responder obviamente: porque esos seres tienen genes diferentes. El problema que se plantea actualmente la biología del desarrollo es el de saber cómo hace un

huevo fecundado para diferenciarse en un embrión con una cabeza en una parte y un ano en la otra, con exactamente dos miembros superiores y dos inferiores, antes que seis u ocho apéndices que surjan de la parte central del cuerpo, o por qué el estómago se encuentra en el interior y los ojos en la parte exterior del cuerpo.

El hecho de que la investigación se haya concentrado en los procesos de desarrollo que parecen ser comunes a todos los organismos determina que se concentre en aquellos elementos causales que son asimismo comunes. Pero esos elementos comunes deben ser interiores del organismo, formar parte de su esencia prefijada, en lugar de derivar de fuerzas accidentales y variables del ambiente exterior. Y entonces se sostiene que esa esencia prefijada está en los genes.

Uno de los más eminentes biólogos moleculares, Sydney Brenner, al hablar ante un grupo de colegas, ha declarado que, si tuviese la secuencia completa del ADN de un organismo y un ordenador suficientemente potente, podría elaborar ese organismo. En un nivel simbólico, la ironía de esta afirmación está en el hecho de que formaba parte de su discurso de inauguración de una reunión que conmemoraba el centenario de la muerte de Darwin.[1] Un espíritu semejante está en la base de la afirmación hecha por otra importante figura de la biología molecular, Walter Gilbert,[2] según la cual cuando tengamos la secuencia completa del genoma humano sabremos "lo que significa ser humanos". Así como la metáfora del desarrollo implica una rígida predeterminación interna del organismo por sus genes, de la misma manera, el lenguaje empleado para describir la bioquímica de los mismos genes implica una autosuficiencia del ADN. En primer lugar se dice que el ADN es "autorreplicante", a saber, que produce copias de sí mismo en cada célula. En segundo lu-

gar, se dice que el ADN "fabrica" todas las proteínas que constituyen las enzimas y los elementos estructurales del organismo. El proyecto que apunta a individualizar toda la secuencia del ADN humano ha sido definido por biólogos moleculares como la "busca del Santo Grial", y la metáfora del Grial nos parece perfecta, porque también de él se decía que se renovaba por sí mismo (aunque solamente el Viernes Santo) y que suministraba eterno alimento a todos aquellos que se acogían a él *"sans serjant et sans senschal"* (es decir, "sin ninguna otra ayuda material"). La metáfora del desarrollo pasa luego a aplicarse, desde el nivel de las moléculas al nivel de todo el organismo. Las moléculas, que se reproducen a sí mismas y tienen el poder de crear las sustancias de que está compuesto el organismo, contienen todas las informaciones necesarias para especificar todo ese organismo. El desarrollo de un individuo se explica como el desenvolvimiento de una secuencia de hechos ya preestablecidos por un programa genético. La idea general de la explicación basada en el desarrollo es, pues, la de encontrar todos los genes que suministran instrucciones para ese programa y trazar la red indicadora de conexiones entre ellas. De manera que la explicación final de la biología del desarrollo será más o menos la siguiente: "La división de la célula activa el gen A, el cual determina una proteína que se relaciona con el ADN de las regiones promotoras del gen B y del gen C, lo cual dará como resultado la activación de estos genes y las proteínas que ellos produzcan se combinarán para formar un complejo que desactiva el gen A en la célula vecina a la superficie, pero no en la célula más interna, etc., etc.". Cuando esta explicación sea finalmente completada, como ocurrirá en un futuro no muy lejano en el caso de buena parte del desarrollo embrional inicial de los gusanos y de los mosquitos de la fruta, se dirá que

el problema fundamental ha quedado resuelto. Además, algunos de los elementos de esta explicación deben ser comunes no sólo a los ejemplares individuales de una misma especie, sino también a toda una serie de especies organizadas de manera análoga. En el curso del estudio del desarrollo, el descubrimiento más emocionante ha sido el de la existencia de genes que se ocupan de ordenar las partes de un organismo de un extremo al otro; se trata de los llamados genes "homeobox" que se encuentran en los seres humanos, en los insectos, en los gusanos y hasta en las plantas.

Una última característica del modelo basado en el desarrollo es que la vida se concibe como una secuencia regular de fases por las que debe pasar un sistema en vías de desarrollo, proceso en el que haber completado con éxito una fase es señal y condición necesaria para pasar a la siguiente. Las diferencias entre especies y entre individuos se consideran pues como el resultado del cumplimiento de anteriores fases o de una "detención del desarrollo" en una fase prematura. En esta teoría, el ambiente exterior desempeña un doble papel. En primer lugar, un elemento ambiental puede ser necesario para hacer arrancar el proceso. Las plantas del desierto producen semillas que permanecen inactivas y sin germinar en el terreno árido hasta que una lluvia ocasional las despierta y da principio al desarrollo del embrión. En segundo lugar, una vez que el mecanismo arrancó y puso en marcha el proceso, deben existir condiciones ambientales mínimas que permitan el desarrollo de las fases programadas internamente, de la misma manera como para desarrollar y revelar una película es necesaria una serie de baños químicos apropiados por más que ninguno de ellos modifique la imagen misma. La idea de que fases regulares representan la normalidad y la idea de que la detención del desarrollo da origen a la anormalidad,

está en el centro de todas las teorías de la maduración psicológica, como la teoría de Piaget —según la cual el niño debe pasar por una serie de estadios para alcanzar la madurez psicológica— y la teoría freudiana de la fijación en estadios eróticos infantiles, como el anal o el oral, que constituirían el origen de las neurosis. También el evolucionismo ha echado mano de alguna parte de las teorías de los estadios. Se ha observado que los fetos de los seres humanos y los fetos de los monos se asemejan mucho más que los ejemplares adultos y se ha observado asimismo que el adulto humano tiene características morfológicas parecidas a las de los fetos de los monos, por ejemplo la forma del cráneo y de la cara. Una generalización de estas observaciones ha llevado a la teoría de la neotenia, según la cual en el proceso de la evolución existe una tendencia a nacer cada vez más pronto lo cual interrumpe el desarrollo en un estadio anterior al de la secuencia existente. Pero al analizar estadios embrionarios aun anteriores y comparándolos con formas con las cuales la relación es mucho más remota, se ha observado asimismo la tendencia opuesta. Los embriones muy jóvenes de los vertebrados terrestres tienen fisuras o hendiduras como las branquias de los peces y de los anfibios, que luego desaparecen. Este es un ejemplo de la regla de que "la ontogenia recapitula la filogenia". Organismos que en el curso de su evolución han aparecido más tarde parecen haber alcanzado nuevos estadios de desarrollo sobrepasando los estadios de sus antepasados. En los comienzos de la historia de la teoría evolucionista estas regularidades que se observaban se consideraban propiedades causales generales del desarrollo y de la evolución, pero con el nacimiento de la moderna biología mecanicista han pasado de moda. Con el descubrimiento de los genes "homeobox" tales regularidades han vuelto a cobrar interés en una

forma más sofisticada. Si todos los animales participan de un programa genético profundamente enraizado de diferenciación anteroposterior y dorsoventral, entonces es fácil imaginar cómo la evolución puede alcanzar estadios de este programa común modificando el sistema de indicaciones y señales de los genes.

La estructura de la teoría del desarrollo, entendido como realización de un programa genético predeterminado, influye enormemente en la explicación de las variaciones que se manifiestan entre los organismos. Si bien la biología del desarrollo no tiene un interés particular en las variaciones, la existencia de variaciones entre los individuos entra en su programa de investigación en virtud de mutaciones genéticas que tienen efectos fundamentales en el desarrollo. El método estándar para demostrar que un gen es importante, digamos, en el desarrollo de las alas de un insecto, consiste en hallar una mutación del gen que impida que las alas se formen o, cosa aún más interesante, que produzca la formación de alas adicionales. La consideración de mutaciones genéticas significativas como instrumento primario de investigación es una manera de fortalecer una práctica que convenció ulteriormente a los biólogos de que cualquier variación observada entre los organismos debe ser el resultado de diferencias genéticas. Este punto de vista se transmite también a la teoría biológica en general. Por más que en la construcción de la teoría del desarrollo **no** se tengan en cuenta las observaciones sobre variaciones naturales entre individuos, la existencia de tales variaciones es evidente y notoria. En la especie humana esa variación puede tener consecuencias importantes, ya desde el punto de vista individual, ya desde el punto de vista social. Todas las diferencias de temperamento, de aptitudes físicas especiales o mentales, de salud y de enfermedad o de poder social piden

una explicación. Actualmente prevalece la explicación genética. Gracias también a la observación del hecho de que algunas enfermedades humanas son el resultado de una mutación de genes claramente definida, se considera que todas las variaciones deben atribuirse a variaciones genéticas. Partiendo del hecho indiscutible de que las mutaciones genéticas como la Tay-Sachs, o anomalías cromosómicas como el cromosoma de más que causa el síndrome de Down, dan todas origen a variaciones patológicas, se llega a la conclusión de que también las enfermedades cardíacas, la diabetes, el cáncer de mama y el síndrome bipolar deben ser variaciones genéticas. Y esta explicación general no se aplica sólo a las variaciones patológicas; se la aplica también a las variaciones en las preferencias sexuales, a las variaciones en el rendimiento escolar, en la posición social, variaciones que se conciben como el resultado de diferencias genéticas. Si el desarrollo de un individuo no es otra cosa que la realización de un programa genético inmanente en el óvulo fecundado, las variaciones en los resultados del desarrollo deben ser la consecuencia de variaciones de ese programa.

El problema del esquema explicativo general contenido en la metáfora del desarrollo consiste en que aquí se trata de mala biología. Si tuviéramos la secuencia completa del ADN de un organismo y una posibilidad ilimitada de elaboración, de cualquier manera no podríamos elaborar ese organismo, porque un organismo no se elabora con sus propios genes. Un ordenador que elaborase datos de manera aproximada, como hace un organismo partiendo de su "programa" genético, sería inmediatamente echado a la basura y el fabricante sería denunciado por el comprador. Naturalmente, es cierto que los leones son diferentes de los corderos porque tienen genes diferentes y para dar una explicación satisfactoria de su diferencia, no es

necesario apelar a otros factores. Si queremos saber por qué dos corderos son diferentes uno del otro, una descripción de sus diferencias genéticas no es suficiente y algunas de sus características hasta podrían ser irrelevantes. Aun un ordenador muy defectuoso hará un trabajo satisfactorio si sólo estamos interesados en cálculos de pocas cifras, pero en el caso de un cálculo preciso, por ejemplo hasta la décima cifra decimal, tendremos necesidad de una máquina diferente. Existe, y ya desde hace mucho tiempo, una amplia serie de pruebas que demuestran el hecho de que la ontogenia de un organismo es la consecuencia de una interacción única entre los genes de que es portador, de la influencia de los ambientes externos con los que el organismo entra en contacto en su vida y de las interacciones moleculares casuales de las células individuales. Son estas interacciones lo que se tiene en cuenta para explicar cómo se forma un organismo.

En primer lugar, si bien la presencia de estadios sucesivos prefijados en el nivel interno es una característica del desarrollo, tal característica no es universal. Un caso que llama la atención es el de algunas vides de la selva pluvial tropical que aparecen en la figura 1.1.[3] Una vez que la semilla germinó en el suelo de la selva, el brote crece a lo largo del terreno hacia cualquier objeto oscuro, generalmente el tronco de un árbol. En ese estadio, la planta es pues positivamente geotrópica y negativamente fototrópica. Si encuentra un tronco, trepa por él y produce hojas (forma T_L), pero apenas toca de nuevo el suelo, torna a crecer sin hojas (forma T_S). Cuando la planta alcanza el tronco de un árbol se hace negativamente geotrópica y positivamente fototrópica y entonces comienza a trepar por el tronco (forma A_A). De manera que una cantidad cada vez mayor de luz la alcanza y entonces comienza a producir hojas de forma particular y a intervalos caracte-

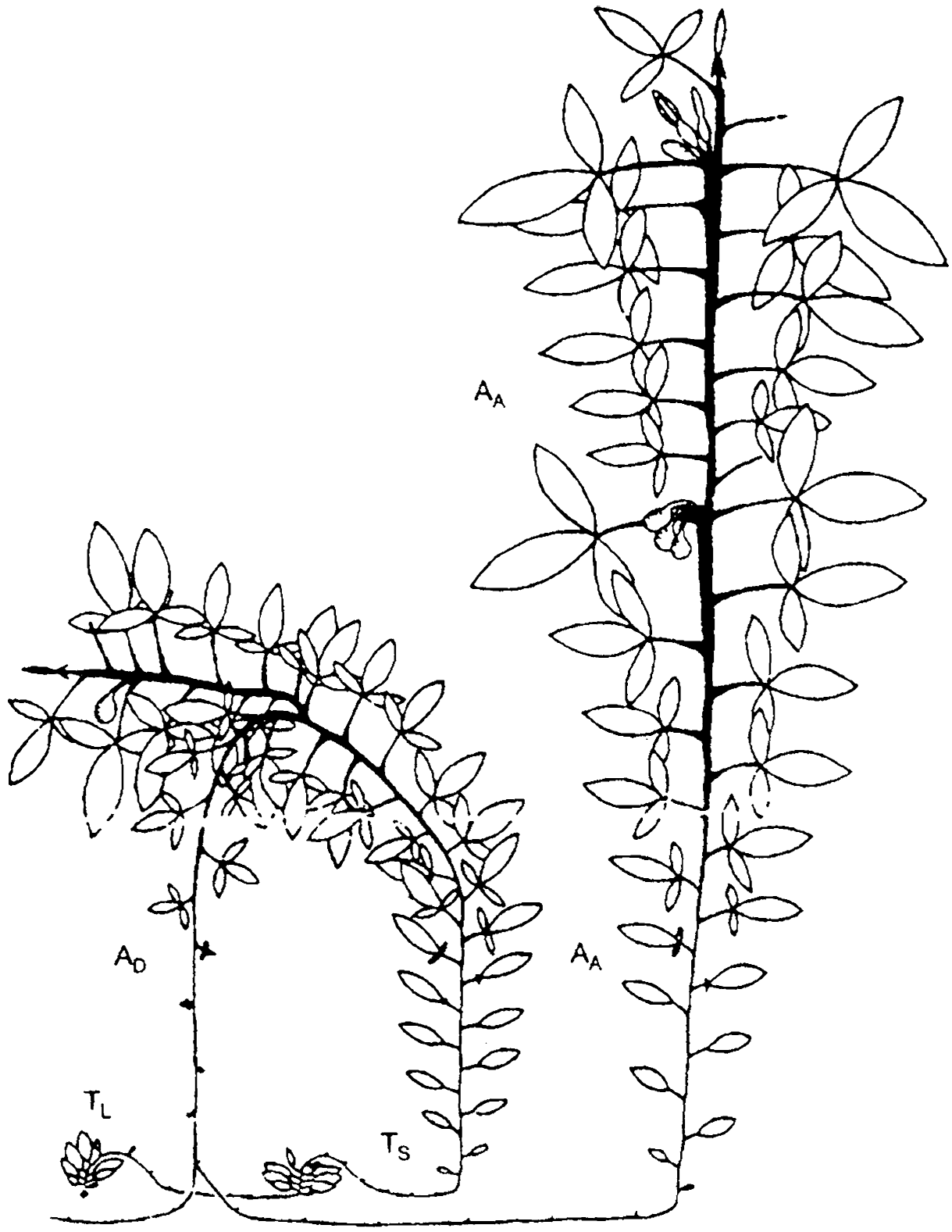


Figura 1.1. Modificaciones morfológicas de la vid tropical *Syngonium* durante el crecimiento. T_L y T_S representan el crecimiento en tierra; A_A, el crecimiento ascendente por el tronco de un árbol; A_D, el crecimiento descendente de una rama hacia la tierra.

rísticos a lo largo de su tallo en crecimiento. A medida que la planta crece y recibe más luz, la forma de sus hojas y la distancia entre estas cambian y cuando la luz llega a alcanzar cierta intensidad comienzan a formarse las flores. Si la planta crece a lo largo de las ramas del árbol y se hace de nuevo positivamente geotrópica y negativamente fototrópica, la forma y la

distancia de las hojas cambiarán y se formará una vid aérea que crece hacia abajo en dirección a la tierra (forma A_D). Cuando la planta alcance el suelo, volverá a la forma T_S hasta encontrar otro árbol y entonces podrá trepar aun más alto en la forma A_A, como se muestra a la derecha de la figura. Todo esquema de cambio de la forma y espaciamiento de las hoja, de fototropismo y geotropismo, depende de las condiciones de incidencia de la luz, de modo que no existe un orden prefijado internamente de los estadios. También la descripción de los estadios es de alguna manera arbitraria puesto que la forma y el espaciamiento de las hojas cambian continuamente a medida que el tallo sube por el tronco del árbol. A veces se dice que estos cambios del esquema de crecimiento debidos a la influencia del ambiente son posibles sólo en las plantas porque en los puntos de crecimiento el tejido embrionario permanece presente en toda la vida del organismo. Sin embargo, el mismo fenómeno se ha observado en la regulación de la diferenciación entre los insectos.

El ala de una mariposa nocturna se desarrolla sobre la base de un grumo de tejido (el disco imaginal del ala), durante el desarrollo del animal adulto en el interior de la crisálida. Generalmente se considera que los discos imaginales del ala son independientes de los discos que se desarrollan en la cabeza, las patas, el abdomen o los órganos genitales. Ello no obstante, si un disco de ala sufre daños, el desarrollo de todas las partes del organismo se detiene hasta que la herida del ala se cure; entonces el desarrollo de todo el organismo se reanuda.

En segundo lugar, el organismo no está específicamente determinado por sus genes, sino que es el producto único de un proceso ontogenético vinculado con la secuencia de ambientes en los que se realiza el proceso. Una excelente ilustración de este punto son

los famosos experimentos de Clausen, Keck y Heisey[4] realizados con plantas que crecieron en diferentes ambientes. Estos experimentos se basaban en el hecho de que en algunas plantas es fácil clonar genéticamente individuos idénticos cortando sencillamente una planta en trozos, cada uno de los cuales llega a ser una planta nueva y completa. Se tomó una muestra de *Achillea millefolium* y cada planta se cortó en tres trozos. Uno se plantó a una baja altitud, 30 metros sobre el nivel del mar; otro a una altitud intermedia, 1400 metros, al pie de la Sierra Nevada y el tercero en una montaña, a 3050 metros sobre el nivel del mar. Las tres plantas que crecieron de las tres partes de la planta original eran, pues, clones que se desarrollaron en tres ambientes diferentes. Los resultados de los experimentos realizados con siete plantas distintas aparecen en la figura 1.2: las siete cepas genéticas diferentes están representadas horizontalmente sobre la base del logro de su crecimiento a la altitud mínima; al analizar la figura en vertical, los tres resultados de cada cepa, a saber los tres clones de una única planta, conservan a cualquier cota la misma posición a lo largo de la secuencia lineal (así, por ejemplo, la tercera o la penúltima plantita son siempre una de las tres partes de la misma planta inicial). Digamos enseguida que no es posible distinguir el orden de crecimiento en las altitudes media y alta del orden de crecimiento en la cota inferior; la planta que creció mejor en el nivel más bajo, creció también mejor en el nivel más alto, pero resultó ser la más débil en el nivel medio, donde ni siquiera logró florecer; la planta que ocupaba el segundo puesto en el nivel más alto, era penúltima en el nivel más bajo y se colocaba en una situación media en el nivel intermedio. En general, no hay manera de prever el orden de crecimiento en diferentes ambientes ni es posible establecer una correlación entre los

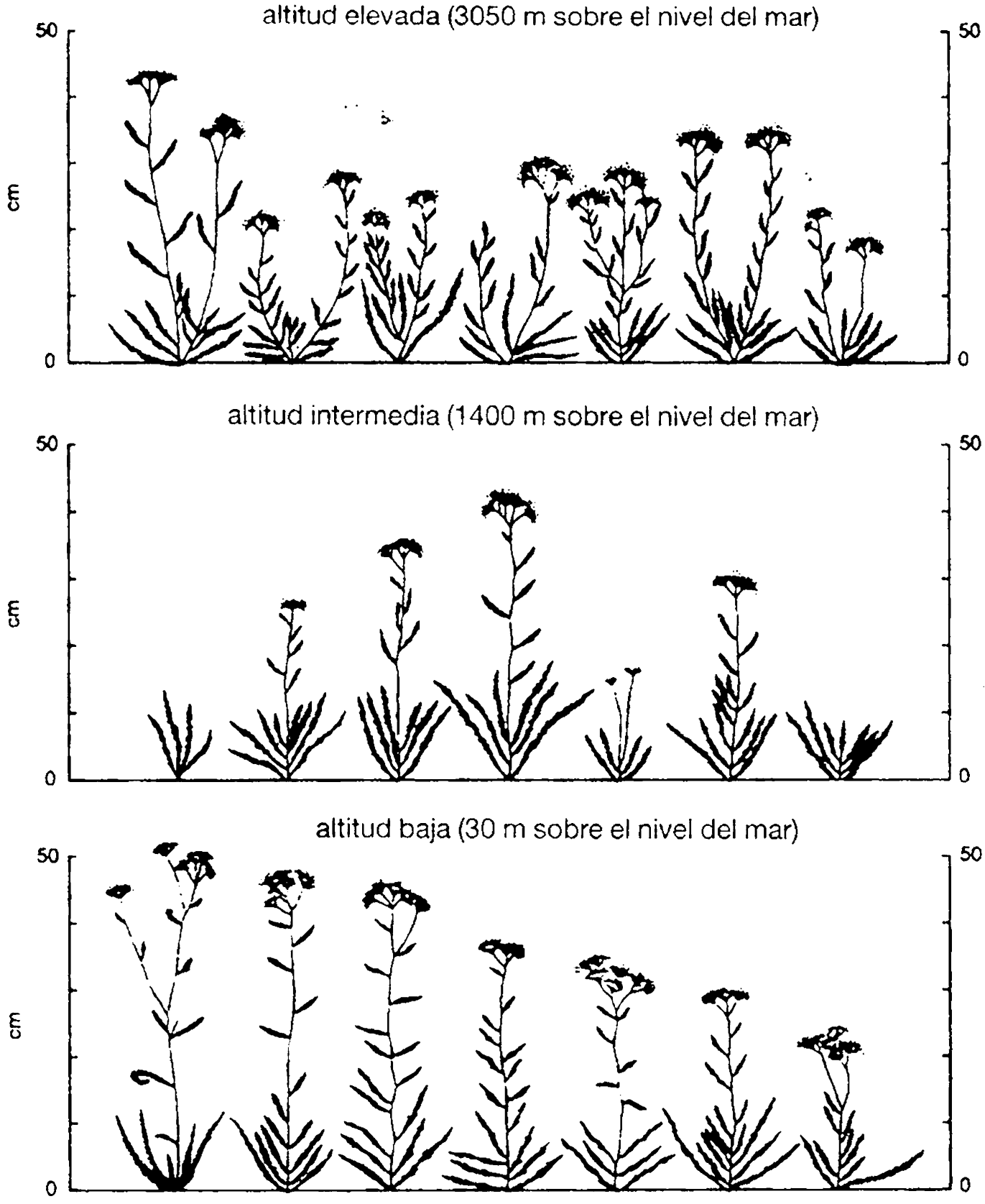


Figura 1.2. Crecimiento en tres altitudes distintas de los tres clones de siete plantas de *Achillea millefolium* genéticamente diferentes.

esquemas de crecimiento en diversos contextos. No es posible preguntarse "¿qué genotipo produce el mejor crecimiento?", sin especificar el ambiente en que se ha desarrollado el proceso.

Tampoco la media de los diferentes ambientes suministra suficientes informaciones. El genotipo 5 (de una media de 25 cm) y el genotipo 7 (de una media de 18

cm) eran los que en término medio habían crecido menos en todos los ambientes, pero las medias de los otros cinco genotipos eran muy semejantes (de 32–33 cm), por más que cada uno de ellos hubiera crecido de manera muy diferente en los diversos ambientes. Es importante observar que esta figura no ha sido elegida como ejemplo extremo, puesto que el experimento preveía situaciones parecidas y todas ellas han dado resultados análogos.

El experimento de la figura 1.2 puede representarse mediante un gráfico que sintetiza sus resultados. En la figura 1.3 la altura de las plantas, en el caso de cada genotipo, está puesta en relación con la altitud en que ha crecido. Estas curvas, que relacionan con el ambiente el fenotipo (las propiedades físicas) de

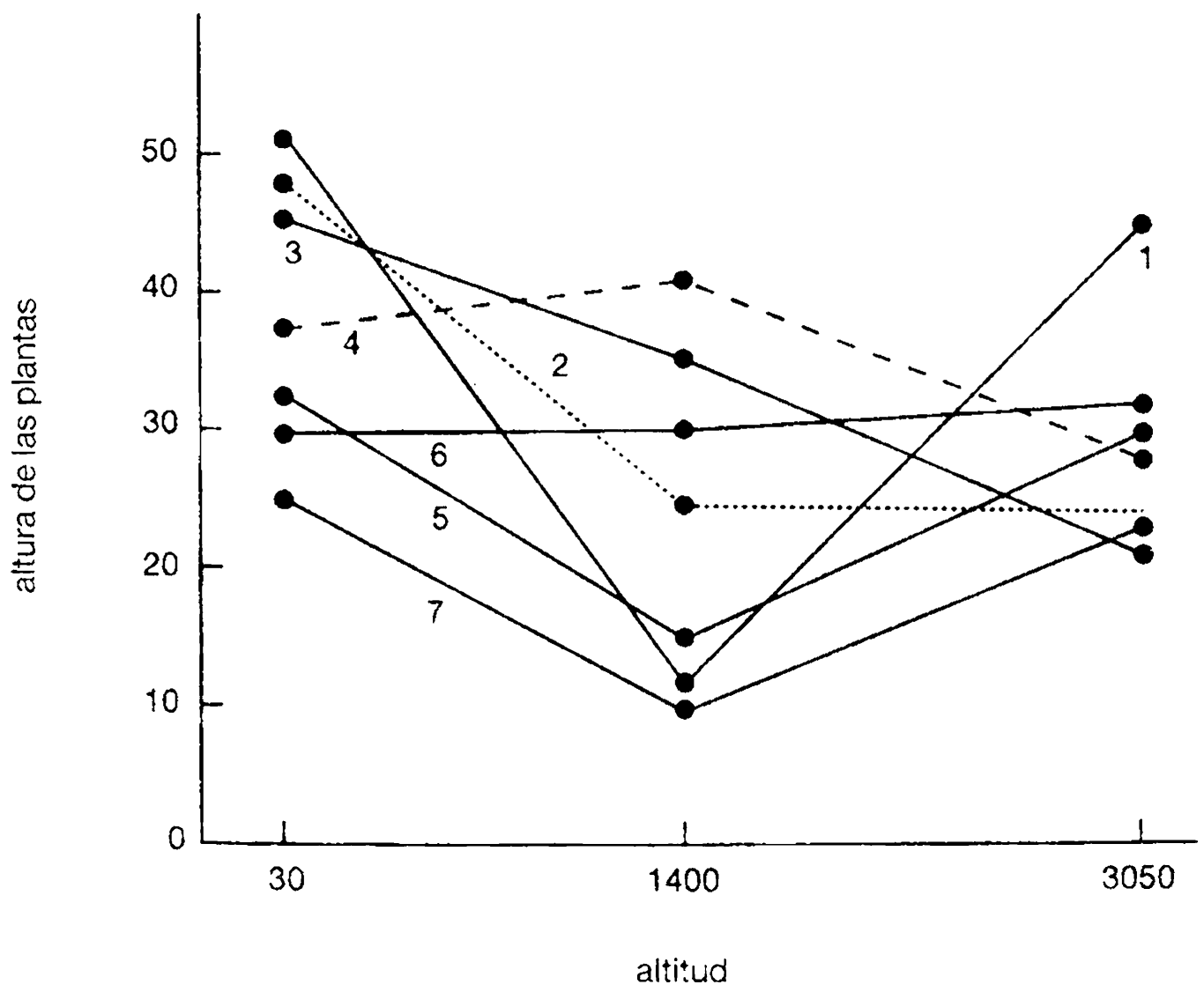


Figura 1.3. Representación gráfica de las alturas alcanzadas por las siete plantas de la figura 1.2 en las tres diferentes altitudes.

organismos de un genotipo particular, han sido denominadas normas de reacción. Un modelo de reacción es la definición del ambiente en fenotipos característica de una particular conformación genética. En consecuencia, un genotipo no da lugar a un único tipo de desarrollo, sino a una norma de reacción, un esquema de diferentes tipos de desarrollo en ambientes diferentes. Las normas de reacción que aparecen en la figura 1.3 son el típico resultado de experimentos de esta índole. Hay genotipos ocasionales, como el genotipo 7, cuya norma de reacción es inferior a las otras en todos los ambientes; pero la mayor parte de los genotipos tienen normas de reacción que siguen esquemas complejos y que se entrelazan de modo imprevisible. La norma de reacción del genotipo 3 muestra una disminución monótona al aumentar la altitud. El genotipo 4 alcanza su máximo en la altitud intermedia, en tanto que el genotipo 1 muestra un mínimo muy pronunciado a esa misma altitud.

Resultados como los mostrados en la figura 1.3 no se encuentran sólo en la *Achillea* o en las plantas en general. La figura 1.4 muestra un experimento semejante con la mosquita de la fruta o *Drosophila melanogaster*. No es posible clonar la *Drosophila* para crear un gran número de individuos de idéntico genotipo, pero marcando genéticamente sus cromosomas y realizando cruzamientos expresamente estudiados entre muestras marcadas es posible producir un gran número de ejemplares cuyos genotipos son idénticos en lo tocante a una amplia parte del genoma. Muestras genéticas diferentes y aisladas de la población natural de la *Drosophila* pueden luego someterse a prueba en ambientes diferentes. La figura 1.4 ilustra el porcentaje de supervivencia (desde el huevo al animal adulto) de varios genotipos tomados de una población de *Drosophila* cuando los estadios inmaduros se desarro-

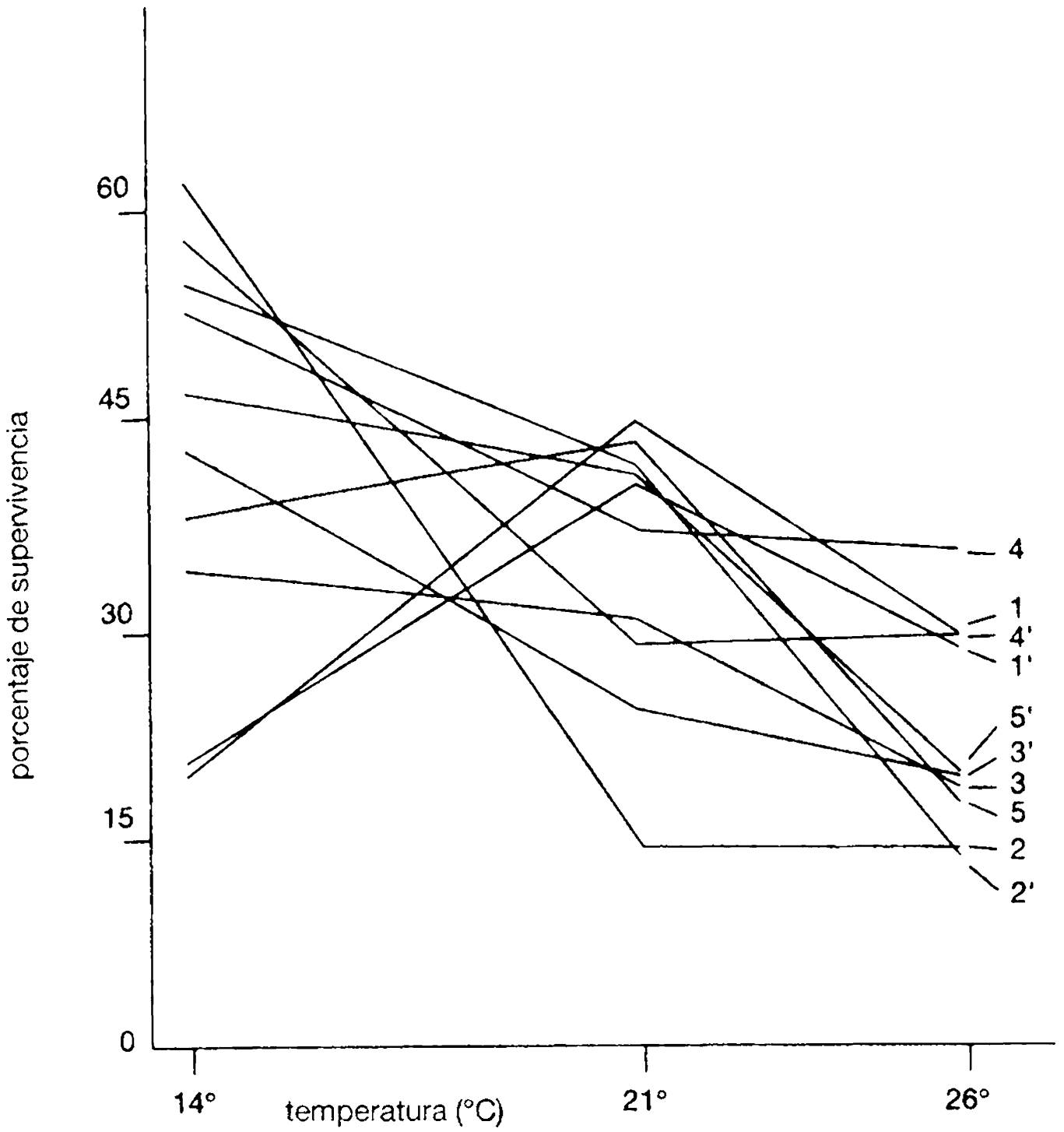


Figura 1.4. Vitalidad (porcentaje de supervivencia) de diez genotipos diferentes de *Drosophila* a tres temperaturas distintas.

llan a distintas temperaturas. Observemos de nuevo las típicas normas de reacción: algunas presentan una disminución monótona con el aumento de la temperatura, en tanto que otras alcanzan el máximo y otras el mínimo a una temperatura intermedia. No existe ningún genotipo que determine incondicionalmente la máxima supervivencia, y, por otro lado, el orden de supervivencia entre genotipos no muestra ninguna regularidad particular a las varias temperaturas, aunque en general se nota una disminución de la supervivencia al aumentar la temperatura. De manera que, sin

especificar las temperaturas que la especie haya de encontrar en el curso de su evolución, sería imposible prever qué genotipo resultaría favorecido por la selección natural a causa de sus mayores probabilidades de sobrevivir.

La importancia de tener en cuenta la norma de reacción de un genotipo es bien conocida por aquellos que cultivan plantas seleccionadas. Las nuevas variedades comerciales de plantas cultivadas, como los nuevos híbridos de maíz, se ponen a prueba sobre la base de la producción en diferentes años y en granjas de diversas zonas de la región donde la planta habrá de cultivarse. Las variedades que se distribuyen a los cultivadores se eligen en parte sobre la base de su productividad media a través de los años y en varios lugares, pero en parte también sobre la base de la uniformidad de producción en el tiempo y el espacio: será descartado un híbrido que muestre una media alta porque ha dado resultados decisivamente superiores en un determinado año o lugar, pero en otros casos ha dado resultados inferiores a los de otras variedades. Las empresas que producen semillas se preocupan más por la regularidad del producto en diferentes ambientes que por su productividad media, porque los cultivadores lo elegirán según ese criterio. Una de las consecuencias de esta política ha sido una evolución en las normas de reacción del maíz híbrido comercial que se ha hecho cada vez más chato para depender menos de los cambios de ambiente. En la figura 1.5 se cotejan las normas de reacción de un híbrido de maíz de la década de 1940 y de un híbrido comercial de la década de 1960; esas normas se manifestaron en el curso de un experimento llevado a cabo para determinar el diferente desarrollo de estos dos genotipos en el mismo período de tiempo y en los mismos lugares.[5] En realidad, en el ambiente más favorable los antiguos

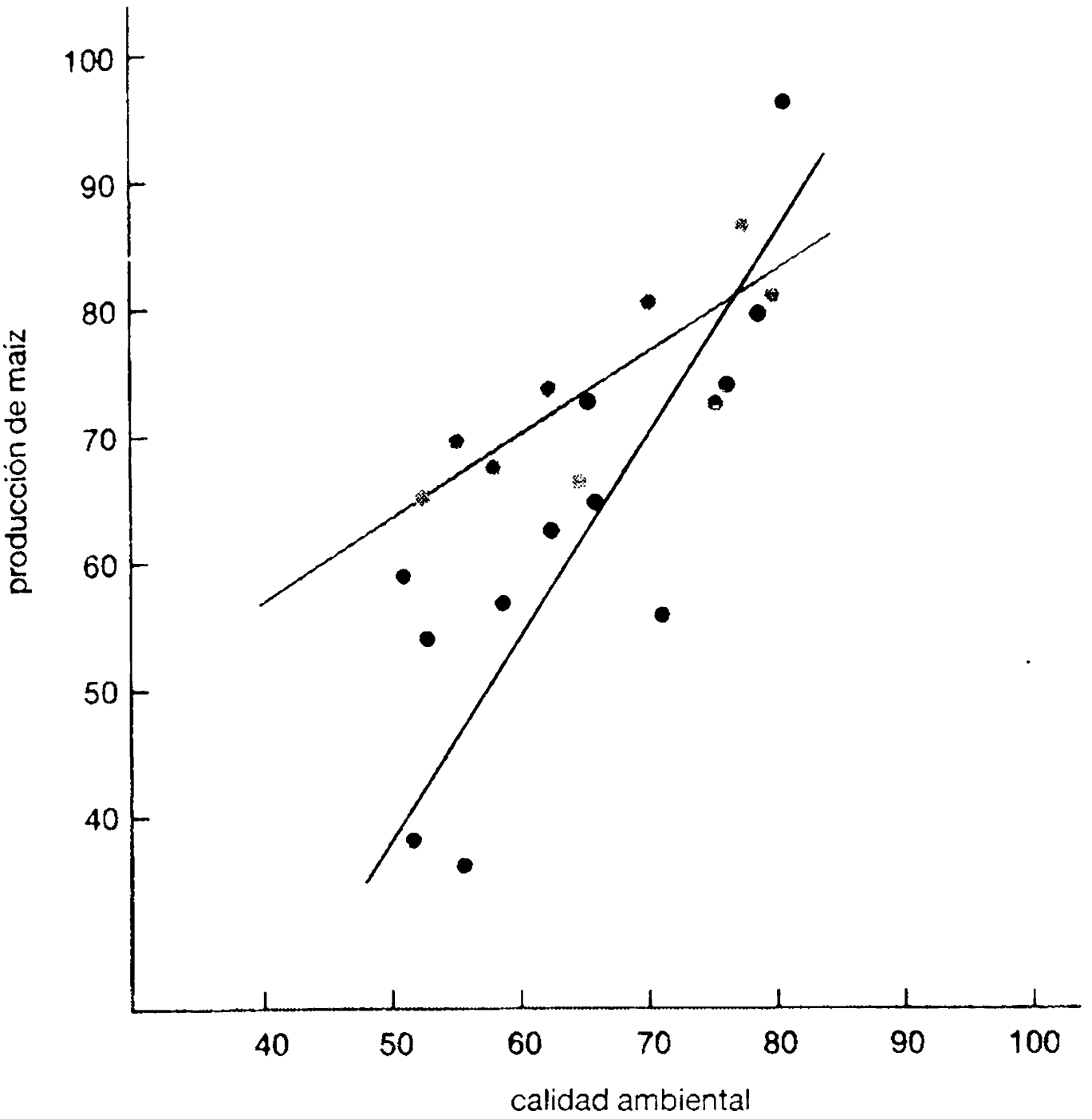


Figura 1.5. Producción de un híbrido de maíz usado en los Estados Unidos en la década de 1940 (en negro) y de un híbrido comercial de la década de 1960 (en gris), en diferentes años y localidades clasificadas sobre la base de la calidad ambiental.

híbridos rendían mejor que los nuevos, sólo que resultaban más sensibles a las variaciones de ambiente y por lo tanto fueron sustituidos por genotipos que lo eran menos.

Por otra parte, las formas efectivamente tomadas por las normas de reacción muestran también el carácter erróneo de dos hipótesis más refinadas sobre la relación de genotipo y organismo; ambas hipótesis admiten la influencia del ambiente, pero lo hacen de una

manera incorrecta. Una es la teoría según la cual los genes determinan la capacidad de un organismo, un límite que puede alcanzarse según el ambiente sea más o menos adecuado. Es esta la metáfora del cubo de agua vacío. Los genes determinan las dimensiones del cubo y el ambiente determina la cantidad de líquido que podrá verterse en él. Si el ambiente es pobre, ninguno de los cubos se llenará mucho y todos los genotipos rendirán poco, pero si el ambiente es favorable, los cubos de mayor tamaño contendrán mucho líquido, en tanto que los más pequeños llegarán pronto a su límite de capacidad y se desbordarán. Esta metáfora de la capacidad se ha usado ampliamente en lo tocante también al cociente de inteligencia humano. La tesis consiste en que el cociente de inteligencia varía en función del ambiente y que en ambientes pobres todos los genotipos rendirán igualmente poco mientras que en ambientes ricos los genotipos con mayor capacidad intrínseca revelarán su superioridad. Según esta hipótesis, cualquier enriquecimiento del ambiente no hace más que acentuar las diferencias intrínsecas ya inmanentes en el genotipo. La figura 1.6 tomada del famoso artículo de A. R. Jensen "¿Hasta qué punto es posible potenciar el cociente intelectual y el rendimiento escolar?",[6] ilustra esa tesis. Pero las normas de reacción que se manifiestan en la figura han sido enteramente inventadas por Jensen y no existe ninguna prueba de que correspondan a la realidad.

En cierto sentido, todo genotipo debe alcanzar un máximo posible de tasa metabólica, tasa de crecimiento, de actividad o de agudeza mental en algún ambiente, pero, según hemos visto antes al examinar los datos efectivos experimentales de las normas de reacción, el ambiente en que se alcanza ese máximo es diferente para cada genotipo. Por lo demás, la ordenación de los genotipos desde "limitado" hasta "enriquecido" variará

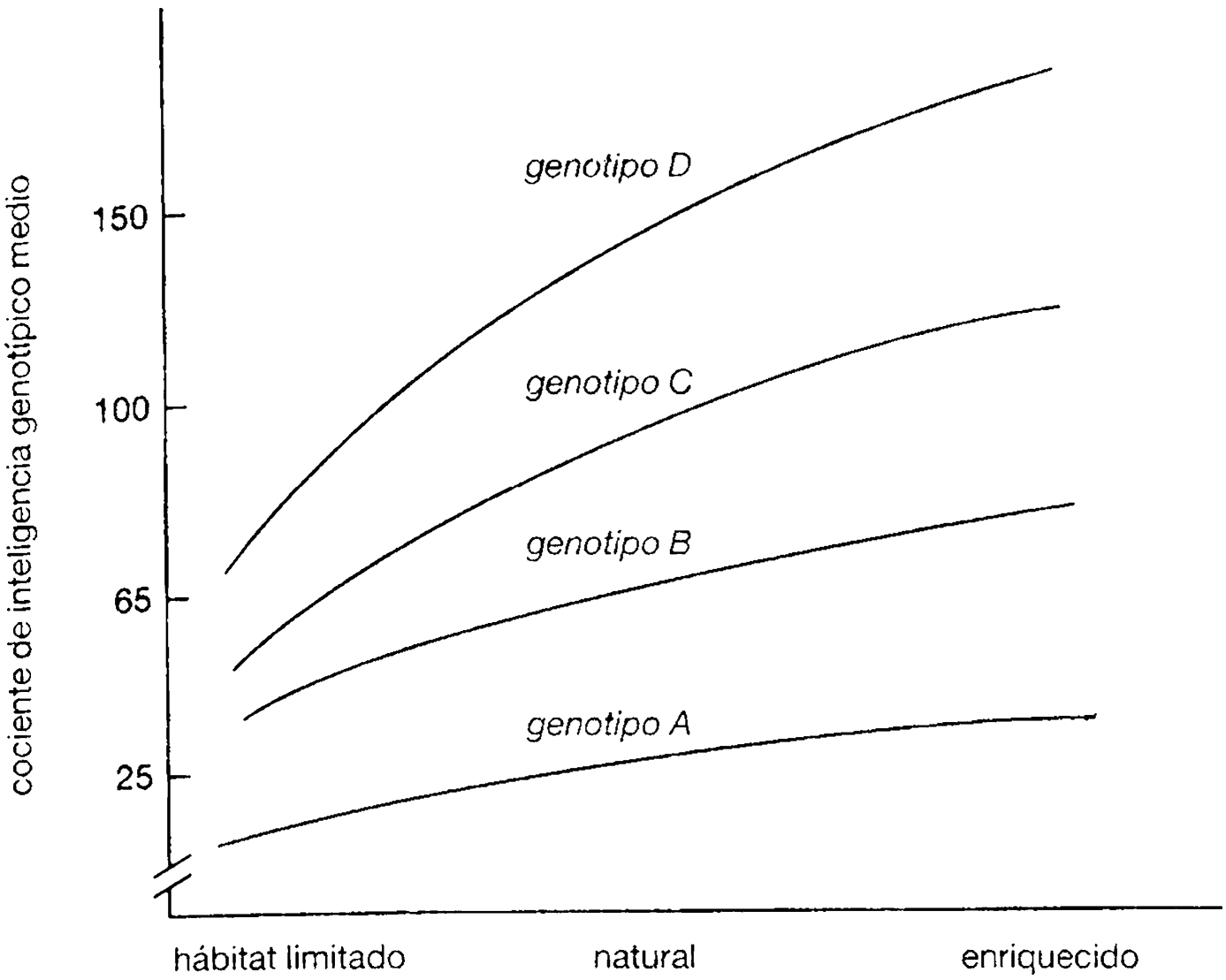


Figura 1.6. Hipotéticas normas de reacción en el caso del cociente intelectual inventadas para demostrar que un rasgo podía resultar sensible al ambiente pero que un genotipo siempre es superior a otro en cualquier ambiente.

de un genotipo a otro. Evidentemente habrá ambientes letales o fuertemente debilitantes para cualquier genotipo posible, pero esto es irrelevante a los fines de nuestro discurso.

Según la otra interpretación errónea de la relación entre genes y organismo (teoría que se aleja ulteriormente del determinismo), un genotipo tiene la tendencia a producir, digamos, un fenotipo más pequeño o más grande. En el lenguaje cotidiano decimos que Pedro "tiende a ser gordo", en tanto que Máximo "tiende a ser delgado", pero no resulta claro establecer cómo este concepto deba usarse en el caso de genotipos y ambientes. En algunos ambientes, Pedro será delgado y en otros, grueso. Esto podría significar que gracias a

una dieta especial, Pedro será más grueso que Máximo, pero esto, según hemos visto, no corresponde a las normas de reacción. A menudo el concepto de "tendencia" conlleva una idea implícita de condiciones "normales" o condiciones de base que valen siempre que no lleguen a ser perturbadas por alguna fuerza exterior. Por eso Newton decía que los cuerpos tienden a permanecer inmóviles o a seguir un movimiento uniforme "a menos que estén obligados a cambiar ese estado por fuerzas que les sean aplicadas". De manera que debe ser posible describir un ambiente o una serie de ambientes en que el fenotipo tenga esa forma normal específica que sólo puede modificarse en condiciones particulares. Pero, en general, no sabemos cómo definir el ambiente ideal "normal" en el que los genotipos deben cotejarse. Y tal ambiente no existe en mayor medida que ese estado ideal de Newton en el que no está presente ninguna fuerza.

Entre los genetistas, la idea de que el genotipo determina específicamente el fenotipo está reforzada por la larga experiencia realizada con una clase especial de genotipos que ha suministrado material para muchos experimentos. Se trata de las clásicas "mutaciones" de organismos experimentales como la *Drosophila,* cuyas normas de reacción no son típicas de los genotipos en general. Para ser útil como instrumento experimental, una mutación debería corresponder a una variación fenotípica del "tipo natural" en todo individuo que tenga la mutación y en una amplia gama de situaciones ambientales. Por lo tanto, en la *Drosophila* se puede dar por descontado que la mutación del ala que queda como vestigio o la mutación del ojo blanco produzcan un ala abarquillada o un ojo incoloro en todo individuo de ese genotipo, cualquiera que sea la acidez, la humedad o la temperatura del medio en que se ha desarrollado y cualquiera que sea el estado ge-

nético de los otros genes. Los genetistas sostienen que se trata de diferencias genéticas típicas, pero lo que no muestran claramente es que la mayor parte de las mutaciones genéticas de la *Drosophila*, aun aquellas que los mismos genetistas deben usar en sus experimentos, no se comportan así desde el punto de vista del desarrollo. La mutación "ala abarquillada", por ejemplo, ampliamente usada en los experimentos genéticos, producirá mosquitas cuyas alas son notablemente diferentes de las alas normales tendidas, sólo si se controla atentamente la temperatura y la humedad del medio. La mayor parte de las mutaciones de *Drosophila* conocidas se comportan como la mutación del ala abarquillada antes que como la mutación del ojo blanco. Y ni siquiera la manifestación de mutaciones que pueden distinguirse fácilmente en una amplia gama de situaciones ambientales es independiente del medio. Las mutaciones *Infrabar* y *Ultrabar* reducen de un modo considerable las dimensiones del ojo de la *Drosophila* y no pueden confundirse nunca con el tipo normal existente en la naturaleza. Pero, tanto las dimensiones del ojo de ambas variedades mutantes, como las dimensiones del ojo del genotipo natural reaccionan a la temperatura, como se muestra en la figura 1.7. Mientras el tipo natural se distingue de ambas variedades en cualquier temperatura, las dos variedades mutantes tienen normas de reacción que muestran tendencias opuestas respecto de la temperatura y se cruzan a los 15°.

La teoría determinista del desarrollo en genética propone dos esquemas alternativos para mostrar la relación entre genes y ambiente, relación que está en el origen del fenotipo. El primer esquema describe aquellos aspectos básicos del organismo que son el "producto" directo de los genes, a saber, morfología, fisiología, biología celular o conducta innata. La figura

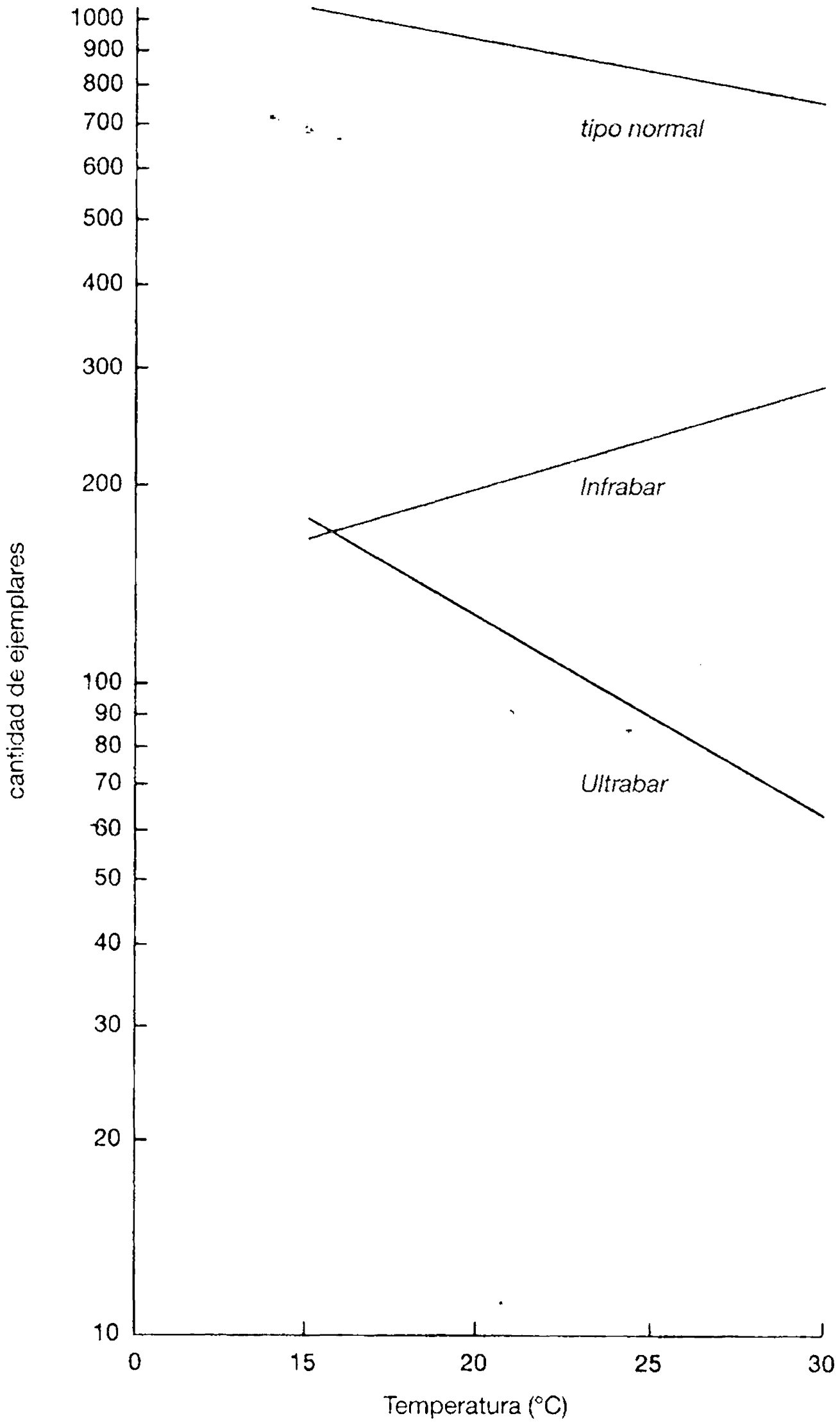


Figura 1.7. Dimensiones del ojo, medidas sobre la base del número de células (en función de la temperatura) y relativas a un tipo natural de *Drosophila* y a dos formas mutantes, la *Infrabar* y la *Ultrabar*.

1.8a representa este esquema: existe un programa genético de base que elabora los diversos input ambientales, al convertirlos en organismos cuyas diferencias están enteramente especificadas por diferencias genéticas; los pigmeos africanos son extremadamente bajos y los watusi son extremadamente altos, cualquiera sea la sustancia de que se alimenten. El segundo esquema, representado en la figura 1.8b se refiere a los aspectos del organismo considerados superficiales. En este esquema entran las normas genéticas fundamentales y comunes a todos los individuos que convierten diferentes input ambientales en output fenotípicos. Los watusi y los pigmeos hablan diferentes lenguas, aprendidas de sus padres, usando el mismo aparato anatómico y neuronal. El esquema generado por la norma de reacción que tiene en cuenta las interacciones entre genes y ambiente durante el desarrollo es muy diferente, como se aprecia en la figura 1.8c. Entre genes y ambiente se verifican interacciones únicas tales que la ordenación de los fenotipos no encuentra correspondencia en ninguna ordenación separada a priori de genotipos o de ambientes. Sin embargo, ni siquiera esta última figura abarca plenamente el significado de la ontogenia.

Los insectos tienen un gran número de cerdas sensoriales que forman mechones en diferentes partes del cuerpo; cada uno de estos pelos sensoriales nace de tres células; una es la que forma la cerda, otra es la que forma el alvéolo del que nace el pelo y otra la que forma la célula nerviosa que comunica los movimientos del pelo al sistema nervioso central. En la *Drosophila* uno de esos mechones está colocado en el cuerpo inmediatamente debajo de las alas. El número medio de los pelos de la derecha es el mismo de aquellos de la izquierda; en consecuencia, la especie *Drosophila* es medianamente simétrica. Pero el número de los pelos

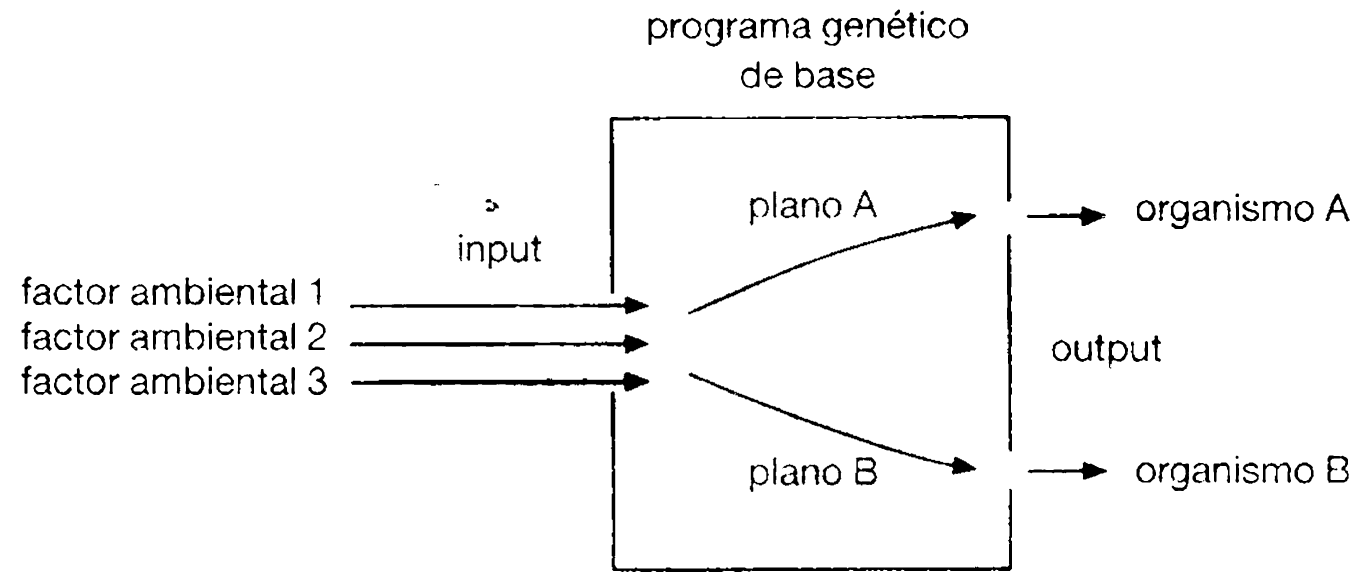


Figura 1.8a. Esquema que pone de manifiesto la determinación genética de un organismo.

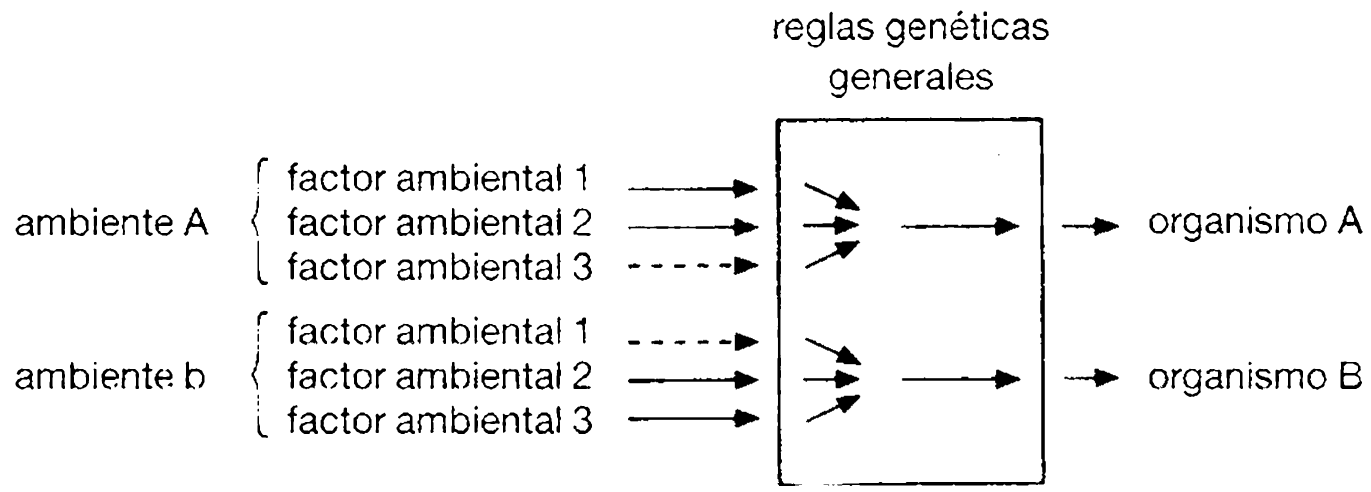


Figura 1.8b. Esquema que pone de manifiesto la determinación ambiental de un organismo.

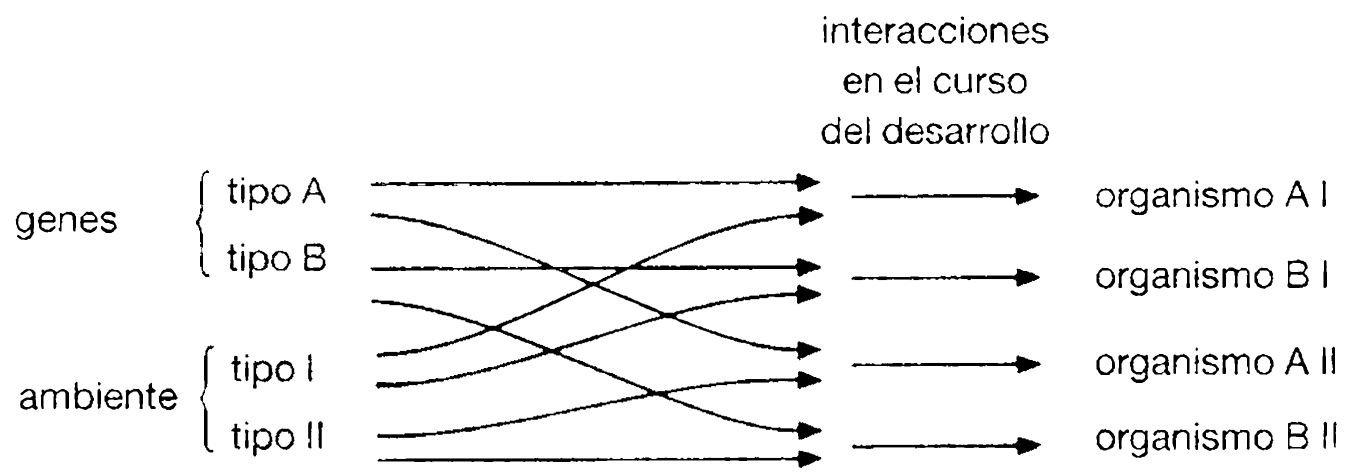


Figura 1.8c. Esquema que ilustra la interacción entre genes y ambientes en la determinación de un organismo.

de la izquierda de un individuo generalmente no es el mismo que el de los pelos de la derecha del mismo individuo. En una mosquita puede haber nueve pelos a la derecha y cinco a la izquierda, en tanto que en otra mosquita puede haber seis pelos a la derecha y ocho a la izquierda. Esta variación es numéricamente significativa en lo tocante a la diferencia media del número de cerdas en individuos diferentes y también lo es desde el punto de vista funcional porque los pelos sensoriales significan movimiento. ¿De dónde nace esta asimetría fluctuante? Las células de la parte izquierda y las de la parte derecha de la mosquita tienen los mismos genes, y es ridículo pensar que el ambiente en el que se ha producido el desarrollo, la temperatura, la humedad, la concentración de oxígeno, etcétera sean diferentes en el lado izquierdo y en el lado derecho de un insecto que mide 2 mm de largo y 1 mm de ancho y que ha desarrollado las cerdas mientras estaba en contacto su superficie ventral con la pared interna del contenedor de vidrio de un laboratorio. Por lo tanto, lo que ha sucedido no es la consecuencia ni de una variación genética, ni de una variación ambiental. Se trata de una perturbación del desarrollo, de la consecuencia de hechos casuales registrados en el interior de las células y en el nivel de interacciones moleculares. Las células contienen una pequeña cantidad de muchas de las moléculas que intervienen en el metabolismo celular. El ADN, por ejemplo, está contenido exactamente en dos ejemplares en cada célula y otras moléculas no son mucho más numerosas. Por otro lado, las moléculas están concentradas de una manera diferenciada en las distintas partes de la célula y el mecanismo celular depende de los movimientos que realicen las moléculas para encontrarse y actuar entre sí. La molécula RNA mensajera, que es el ejemplar inmediato de un gen que la célula está leyendo, debe salir del núcleo y

entrar en el citoplasma para poder participar en la síntesis de las proteínas. En el interior del citoplasma la molécula debe estar inscrita en un ribosoma, la máquina que efectivamente fabrica la proteína según las indicaciones aportadas por la molécula RNA. Este proceso y todos los demás semejantes que tienen lugar en la célula requieren tiempo, ocupan espacio y son muy diferentes de los procesos que ocurren cuando millones de pequeñas moléculas interactúan entre sí mientras se las agita en una solución. La consecuencia del hecho de que máquinas intracelulares espacialmente limitadas elaboren un pequeñísimo número de unidades químicas es que se registren considerables variaciones entre una célula y otra en cuanto al porcentaje y número de moléculas sintetizadas. Todo esto se hace manifiesto en las diferencias de tiempo necesario para que las células se dividan en el curso del desarrollo. Esas variaciones pueden observarse en las células de las bacterias, que son estructuralmente mucho más simples que las células de organismos superiores. Si se introduce una única célula bacteriana en una gran cantidad de líquido de cultivo, la célula empleará, digamos, 63 minutos para dividirse. Pero las dos células hijas no se dividirán simultáneamente 63 minutos después, de modo que las cuatro células resultantes de la nueva división no se dividirán simultáneamente. Los cultivos bacterianos no se desarrollan en oleadas, sino que lo hacen de modo continuo porque cada célula que se forma emplea un tiempo ligeramente diferente para volver a dividirse. Todas las células crecen exactamente en las mismas condiciones ambientales y son genéticamente idénticas, puesto que en el término de pocas generaciones de divisiones no transcurre tiempo suficiente para permitir el nacimiento de muchas mutaciones. La causa de este asincronismo es la distribución casualmente diferenciada

de los diversos tipos de moléculas de las células hijas en el momento de la división. En consecuencia, las células tendrán necesidad de tiempos diferentes para producir la nueva población de moléculas necesaria para poder dividirse de nuevo. El mismo fenómeno se verifica en el desarrollo de los organismos superiores: las tres células que dan origen a la cerda sensorial de las mosquitas son el resultado de dos divisiones de una célula anterior. Para producir una cerda adulta, las células que la forman deben trasladarse hacia la superficie de la mosquita en vías de desarrollo, una superficie que va endureciéndose progresivamente; si la división en tres de la célula originaria emplea un tiempo excesivo y la traslación del grupo se retrasa, éste no llegará a tiempo a la superficie que se está endureciendo para formar una cerda. Procesos fortuitos como éste deben estar en la base de muchas de las variaciones observadas entre organismos, incluso las variaciones de su sistema nervioso central. Una de las principales teorías contemporáneas sobre el desarrollo del cerebro, la teoría de la selección de los grupos neuronales, sostiene que las neuronas forman conexiones casuales al crecer casualmente durante el desarrollo. Estas conexiones, que se refuerzan a causa de input exteriores durante el desarrollo neuronal, son estables, en tanto que las otras conexiones declinan y desaparecen.[7] Pero las conexiones deben haberse formado casualmente antes de poder ser estabilizadas por la experiencia. Este proceso de desarrollo neuronal daría origen a diferencias de función cognitiva, biológica y anatómicamente innatas, pero que no son ni genéticas ni ambientales. Estoy seguro de que si yo hubiese aprendido a tocar el violín cuando tenía cinco años no sabría tocar un capricho de Paganini como lo hace Salvatore Accardo; sin duda Accardo tiene conexiones neuronales que a mí me faltan, y las tiene desde que

era pequeño. Pero no resulta absolutamente claro que estas diferencias anatómicas que hay entre nosotros sean genéticas.

La inclusión de perturbaciones en el proceso de desarrollo produce el esquema que aparece en la Figura 1.8*d*. El organismo no está determinado ni por sus propios genes ni por el ambiente y ni siquiera por la interacción de estos factores, sino que lleva la señal de procesos fortuitos. El organismo no se elabora a sí mismo sobre la base de informaciones contenidas en sus genes y ni siquiera en la combinación entre informaciones de los genes y la influencia de ambientes. La metáfora del agente elaborador es sólo una modernización de la metáfora cartesiana de la máquina. Como cualquier otra metáfora, ésta capta algunos aspectos de la realidad, pero si la tomamos demasiado en serio nos descamina.

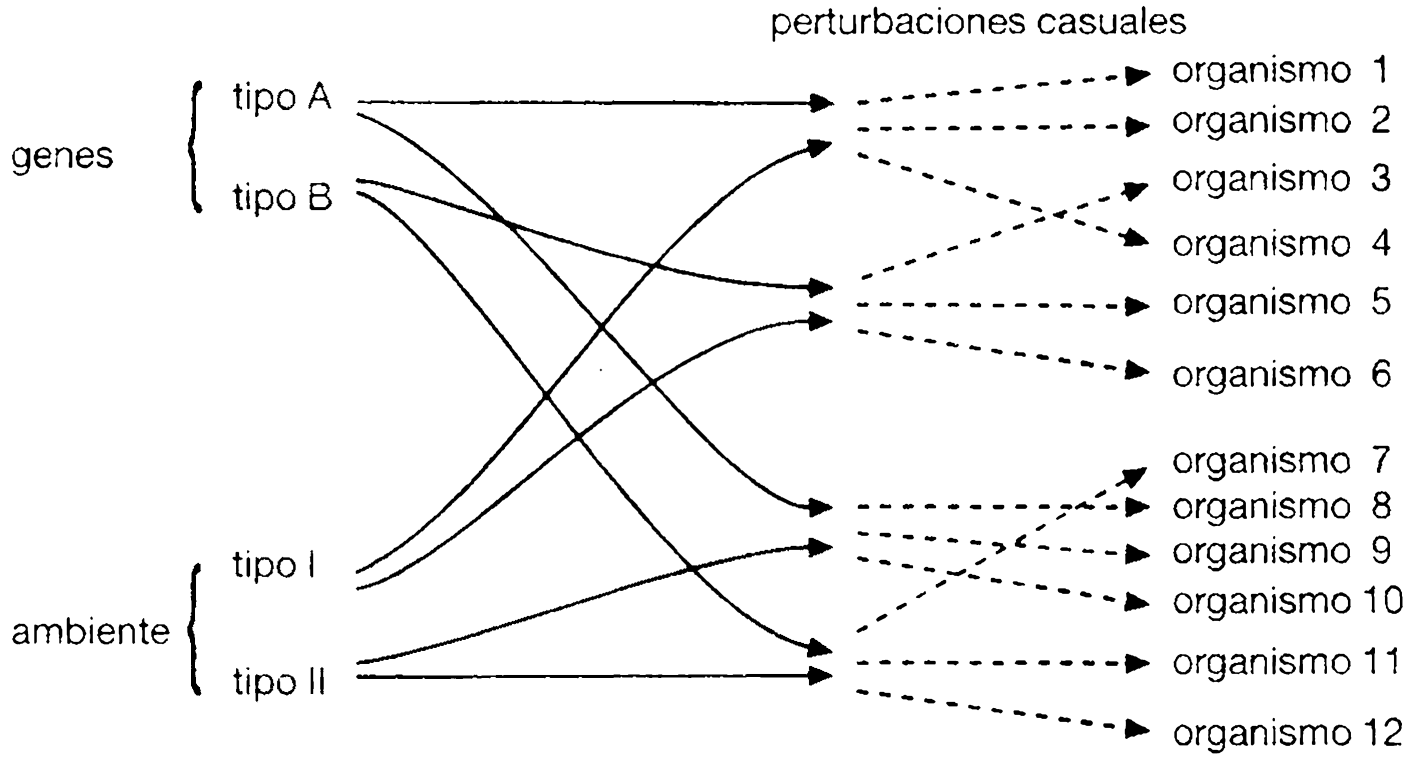


Figura 1.8d. Esquema completo del desarrollo de un organismo que muestra la interacción de genes y ambiente, teniendo en cuenta perturbaciones casuales del desarrollo.

Notas

1. D. S. Bendall (comp.), *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge, Cambridge University Press, 1983.

2. D. J. Kevles y L. Hood, *A vision of the Grail. The Code of Codes: Scientific and Social Issues in the Human Genome Project*. Cambridge, Harvard University Press, (Massachussetts), 1991.

3. T. S. Ray, Growth correlations within the segment in the "Araceae", *American Journal of Botany*, 73, 1986, pp. 993-1001.

4. J. C. Clausen, D. D. Keck y W. W. Heisey, *Experimental Studies on the Nature of Species*, volumen III, *Environmental Responses of Climatic Races of "Achilleae"*. Washington, Carnegie Institution of Washington, 1948, Publication nº 581, pp. 1-129.

5. W. A. Russell, Comparative Performance for Maize Hybrids Representing Different Eras of Maize Breeding, en *Proceedings of the 29 th Annual Corn and Sorghum Research Conference*, Ames (Iowa), 1974.

6. A. R. Jensen, How Much Can We Boost IQ and Scholastic Achievement? *Harvard Educational Review*, 39, 1969, p. 15.

7. G. Edelman, *Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection*. Nueva York, 1987.

2

Organismo y ambiente: la metáfora de la adaptación

La convicción de que los organismos están perfectamente adaptados al mundo en que viven inficiona desde hace mucho tiempo la biología científica. Así, en el pasado se afirmaba que la extraordinaria adaptación de las propiedades de los seres vivos a sus condiciones de vida era una de las pruebas del poder y de la benevolencia del Divino Creador. ¿Cómo podríamos explicar de otro modo el hecho de que los animales que viven en el agua tengan aletas para nadar y branquias para respirar, mientras que los animales que viven en el aire tienen alas y pulmones? Junto con la cuestión del origen de la diversidad que muestran las especies, esta idea de la adaptación de los organismos a sus condiciones ambientales creaba problemas a Darwin en lo tocante a la formulación de una satisfactoria teoría de la evolución. La solución que encontró Darwin fue que el proceso de adaptación a las exigencias del ambiente era el mismo proceso que llevaba a la diversificación. Los individuos cuya anatomía, cuya fisiología y cuya conducta se adaptan mejor a las condiciones ambientales sobreviven más tiempo y se reproducen más. Si estas características se heredan, en las generaciones sucesivas habrá un mayor número de individuos con los rasgos más adecuados y a la postre la especie esta-

rá constituida sólo por los tipos más aptos. Pero, si la evolución por selección natural produce individuos que se adaptan cada vez mejor a un ambiente particular, grupos de organismos separados en el tiempo y en el espacio evolucionarán de manera tal que se adapten a las diversas condiciones ambientales que encuentren. La diversidad orgánica es pues una consecuencia de la existencia de diferentes ambientes a los cuales las distintas especies se han adaptado por selección natural. Este proceso se ha denominado "adaptación".

Para crear esta teoría de la evolución Darwin debía dar un salto teórico extraordinario al poner en relación organismos y ambientes, a saber, el aparato interno de un organismo y aquello que se encuentra en su exterior. Nunca antes se había formulado una demarcación precisa entre procesos internos y procesos exteriores. En la visión premoderna de la naturaleza no existía una neta separación entre seres vivos y no vivos, entre seres animados e inanimados. Los muertos podían volver a vivir, las estatuas hechas de piedra podían llegar a ser mujeres de carne y hueso. La teoría de la evolución de Lamarck se basaba en la herencia de características adquiridas. Esto es, condiciones exteriores podían ser incorporadas en los organismos de una manera permanente y heredable, por obra del organismo mismo. Darwin introdujo una ruptura fundamental en esta tradición cultural, al separar lo interno de lo externo, al establecer una absoluta separación entre los procesos internos de los organismos y los procesos exteriores, es decir los del ambiente en el que los organismos deben obrar. En la teoría de Darwin las variaciones que presentan los organismos derivan de un proceso interno, de lo que hoy se conoce como mutación y recombinación genética, proceso que no corresponde a las exigencias del ambiente. Las variantes producidas se someten luego a prueba en un am-

biente que existe independientemente de esa variación. El proceso de variación es causalmente independiente de las condiciones de selección. La historia del ambiente, a su vez, es una historia de cambios geológicos, de impactos de meteoros, de transformaciones operadas por las eras glaciales, por el aumento o reducción del nivel del mar, de cambios producidos en los esquemas de las variaciones atmosféricas. También otros tipos de organismos forman parte del ambiente de una especie, y sus historias son independientes. Organismo y ambiente interactúan pues sólo a través del proceso de selección. Se han usado muchas metáforas para describir esta relación de ambientes y organismos independientes: el organismo propone y el ambiente dispone; el organismo hace "suposiciones", el ambiente las "refuta". En su forma actual, más popular en la bibliografía sobre la evolución, el ambiente presenta "problemas" y el organismo da las "soluciones" según el caso. En esta estructura conceptual, la metáfora de la adaptación se revela muy apropiada. La adaptación es literalmente el proceso que permite a un objeto responder a una situación preexistente. Uno puede hacer que una llave se adapte a una cerradura limándola para permitir que se introduzca en ella. Cuando vengo a Italia, traigo conmigo un "adaptador", el cual permite que mi cepillo de dientes eléctrico, fábricado para funcionar con 110 voltios pueda hacerlo con 230 voltios. Los organismos se "adaptan" al ambiente porque el mundo exterior ha adquirido sus propiedades independientemente de los organismos, que deben pues adaptarse o morir.

La biología moderna no sólo acepta la teoría darwiniana de la evolución y adaptación por selección natural, sino que además muestra señales del modelo de relación que hay entre organismo y ambiente, modelo propuesto por Darwin. Hoy las expresiones "adapta-

ción" y "valor de adaptación" son expresiones técnicas para indicar en términos numéricos las probabilidades de supervivencia y la tasa de reproducción de un determinado genotipo o fenotipo. En consecuencia, un genetista de la población dirá que un genotipo posee un valor de adaptación de 0,78 frente al valor 1,0 de otro genotipo, aunque no se nos dé ninguna explicación del modo cómo el genotipo superior "se adapta" realmente a cierto ambiente. Que sepamos, quizá no existan ni siquiera las pruebas de que sea posible formular una afirmación de esta índole. Por eso podemos aún decir que un genotipo cuyo efecto sea interferir en el desarrollo embrionario inicial e impedir la normal división de las células tiene un bajo valor de adaptación. Ello no obstante, el uso del término "adaptación" para definir la fuerza numérica de la selección natural fortalece la idea general de que las propiedades del organismo están modeladas para responder a los requisitos específicos del ambiente. Por otro lado, en ecología "nicho ecológico" es una expresión técnica utilizada universalmente para denotar el complejo de las relaciones que hay entre una especie particular y el mundo exterior. Pero el empleo de la metáfora del "nicho" implica una visión del espacio ecológico en el cual existen boquetes que los organismos llenan y esos organismos tienen propiedades que les dan su justa "forma" para adaptarse a tales boquetes. Ambas metáforas juntas, la metáfora de la adaptación y la del nicho ecológico, ofrecen una explicación de las diferencias que se observan entre los organismos. Las propiedades de la especie siguen la forma del mundo exterior subyacente, así como ocurre cuando, por ejemplo, esparcimos limaduras de hierro sobre una hoja de papel apoyada en un imán: las limaduras tomarán una forma que sigue la del campo magnético subyacente. Curiosamente, el estudio de los organismos es en realidad un estudio de la

forma del espacio ambiental, de modo que los organismos mismos no son otra cosa que el instrumento pasivo en virtud del cual vemos la forma del mundo exterior. Son las limaduras del campo ambiental. La mayor parte de los biólogos evolucionistas se rebelarán ante semejante descripción de su propia ciencia e insistirán en decir que el objeto de su interés primario son los organismos mismos, pero la estructura de la explicación de los rasgos basada en la adaptación apunta en la dirección opuesta.

Las explicaciones basadas en la adaptación pueden buscarse mirando hacia delante o hacia atrás. El primer método, generalmente utilizado en el caso de las especies existentes, parte de la descripción de un problema y de la importancia segura o hipotética que este pueda tener para cierto organismo. Luego se propone algún rasgo anatómico, fisiológico o de conducta de la especie como solución del organismo al problema. En cambio el método "retrospectivo", generalmente usado para dar explicaciones sobre las especies extinguidas que llegamos a conocer a través del estudio de los materiales fósiles, parte de una peculiaridad que se considera como una solución y trata de encontrar el problema que esa peculiaridad pudo haber resuelto. Por ejemplo, un problema al que se ha prestado mucha atención es el del balance energético. Un animal que debe procurarse alimento consume energías en busca de su comida y el método que emplee para encontrarla debe ser de tal condición que permita que, después de haber consumido la comida, el balance energético sea positivo. Se cuenta que durante la última guerra mundial, en Francia, los que sabían nadar bajo el agua buscaban completar su dieta alimentaria pescando en el mar, pero pronto advirtieron que progresivamente perdían peso, porque las energías consumidas durante la pesca subacuática a temperaturas muy frías eran

superiores al valor calórico de lo que pescaban. Algunas aves, denominadas *central-place foragers*, se alejan del nido, cogen alimento y luego lo llevan al nido para consumirlo. Si toman la primera cosa que encuentran, esta a veces puede ser tan pequeña que no valga la pena hacer la incursión al exterior del nido. Si, por otra parte, buscan sólo alimentos muy grandes, estos pueden ser tan raros que exijan demasiadas energías para ser encontrados. Para optimizar el balance de las calorías, la solución consiste en buscar alimentos un poco mayores de los que en general están disponibles, pero no demasiado grandes; y este *optimum* puede calcularse si se conoce la distribución de los alimentos de varias dimensiones en la naturaleza. Al observar estas aves, se ha mostrado que, en realidad, recogen alimentos un poco mayores que el término medio, pero no tan grandes como deberían ser para arrojar un balance calórico óptimo. Los biólogos que han estudiado este fenómeno llegaron a la conclusión de que las aves habían encontrado una solución de compromiso entre la necesidad de optimizar el balance calórico y la necesidad de no pasar demasiado tiempo alejadas del nido, dejando indefensos a sus polluelos. Este es un claro ejemplo de cómo el estudioso se mueve mirando hacia delante, pero también mirando hacia atrás; en efecto, el estudioso parte del problema del balance calórico y describe la conducta de búsqueda como solución, pero luego se vuelve hacia atrás mirando la estrategia de aprovisionamiento no óptimo como solución de un problema; por fin, trata de comprender cuál es el problema que podría resolverse. En paleontología, un ejemplo del método retrospectivo es la cuestión de por qué el estegosaurio tenía una doble hilera de placas óseas en forma de hojas en el dorso (figura 2.1). ¿Qué problema debían resolver esas placas? Se han sugerido múltiples respuestas, pero nun-

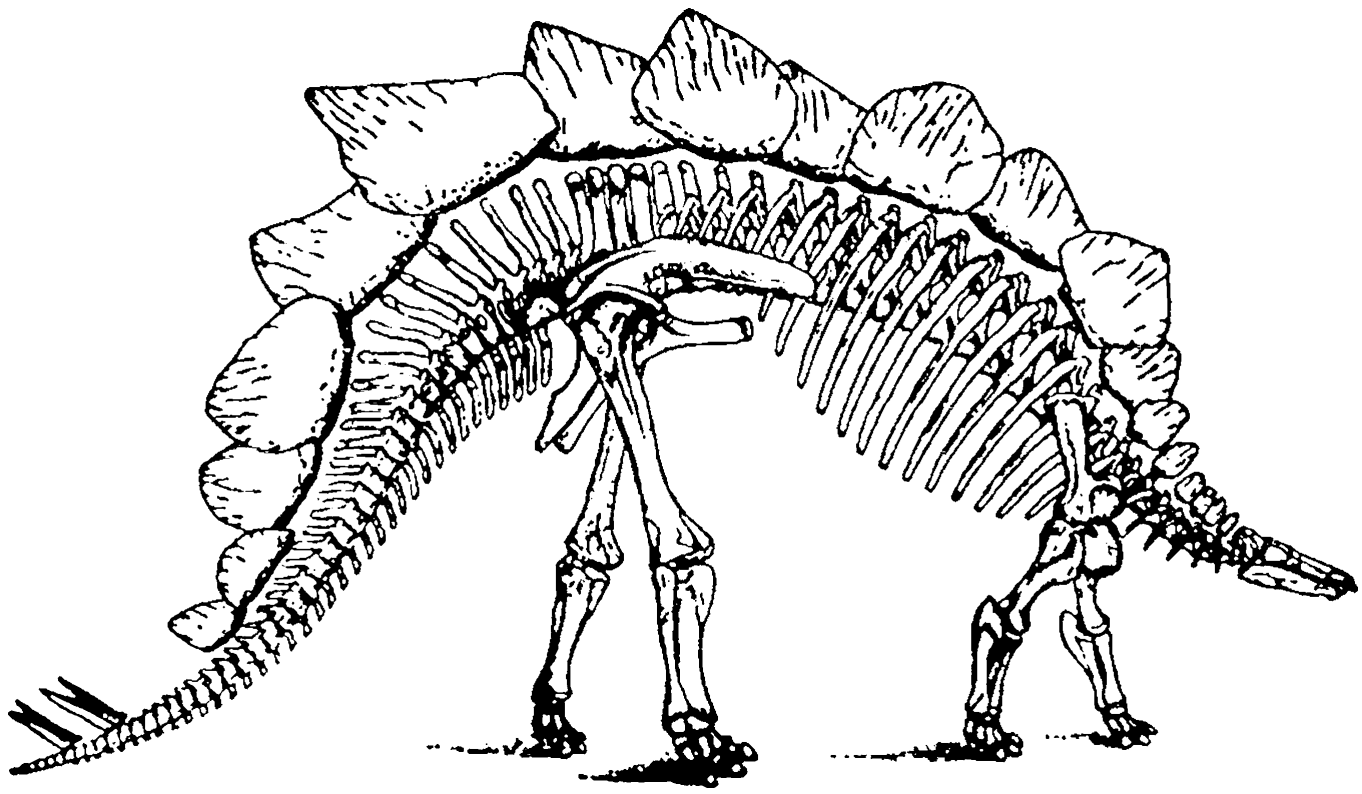


Figura 2.1. Esqueleto de un estegosaurio que muestra la hilera de placas óseas en forma de hoja a lo largo del dorso.

ca será posible establecer cuál sea la correcta. Según una teoría, las placas son una señal de reconocimiento sexual de la especie. Según otra, servían para hacer que este dinosaurio herbívoro pareciera más grande y por lo tanto desalentara los ataques de los depredadores carnívoros. Otras teorías sostienen que las placas eran un modo de defenderse de las mordeduras. Quizá la hipótesis más sensata es que se trataba de aletas de enfriamiento para regular el calor del cuerpo, una explicación que justifica la forma de las placas, su colocación y el gran número de vasos sanguíneos que, según parece, las irrigaban. Estos ejemplos (ya se trate del método explicativo que mira hacia delante, ya se trate del método retrospectivo) parecen utilizar algunos organismos particulares sólo como pretexto para presentar un proyecto diferente, es decir, para demostrar cómo las propiedades de los seres vivos responden a las exigencias del ambiente mediante la adaptación. Desde esta óptica, el organismo aparece

movido por las fuerzas evolutivas y parece ser el punto de encuentro pasivo de fuerzas exteriores e interiores independientes, unas que generan "problemas" por parte del organismo, las otras que generan "soluciones" por parte del ambiente.

La separación de lo interno y lo externo propuesta por Darwin constituía un paso absolutamente esencial para el desarrollo de la biología moderna. Sin esa distinción estaríamos todavía empantanados en un holismo oscurantista que fundaba todo el mundo natural en una unidad imposible de analizar. Pero las condiciones que en un momento dado de la historia son absolutamente necesarias para progresar, en otro momento se convierten en un obstáculo para realizar ulteriores progresos. A fin de poder dar otro paso hacia delante en nuestro conocimiento de la naturaleza estimamos que ha llegado el momento de reconsiderar la relación entre externo e interno, entre organismo y ambiente. La tesis según la cual las formas de variación heredables no dependen de modo causal de la naturaleza del mundo en que los organismos se encuentran es casi seguramente correcta. No existen pruebas irrefutables del hecho de que, sin la selección natural, características adquiridas puedan ser heredadas, o de que el proceso de mutación genética produzca un número suficientemente apropiado de las variantes justas y que esto ocurra en el momento preciso para permitir que las especies sobrevivan en un ambiente que cambia. Pero la tesis de que el ambiente de un organismo es independiente de ese organismo, y de que los cambios que se verifican en el ambiente son autónomos e independientes de los cambios que ocurren en la especie misma, es claramente falsa. Se trata de mala biología, como lo sabe todo ecologista y biólogo de la evolución. La metáfora de la adaptación, por más que en el pasado haya sido un importante instrumen-

to heurístico para construir la teoría de la evolución, hoy constituye un impedimento para comprender realmente el proceso de desarrollo, por lo que debe ser sustituida por otra. Si bien todas las metáforas son peligrosas, el proceso de evolución parece mejor descripto por el concepto de "construcción".

En primer lugar, así como no puede existir un organismo sin un ambiente, tampoco puede existir un ambiente sin algún organismo. Hay un poco de confusión entre la afirmación correcta de que existe un mundo físico exterior al organismo que continuaría existiendo aun en ausencia de una especie dada, y la tesis errónea de que los ambientes existen sin especies. La precesión de los equinoccios terrestres producirá periódicamente eras glaciales e interglaciales, los volcanes entrarán en erupción, la evaporación de los océanos producirá siempre lluvia y nieve, independientemente de la presencia de cualquier ser vivo. Pero los torrentes de los glaciares, los depósitos de cenizas volcánicas y los manantiales o pozos de agua no son ambientes. Son condiciones físicas que pueden formar parte del ambiente. Un ambiente es algo que circunda, que rodea o que cerca, pero para que haya un cercamiento debe haber algo para cercar. El ambiente de un organismo es el conjunto de condiciones exteriores que para él tienen alguna relevancia, porque el organismo interactúa con esos aspectos del mundo exterior. Si el concepto de nicho ecológico existente debe tener un sentido concreto y un valor real a los fines del estudio de la naturaleza, ha de ser posible especificar qué yuxtaposiciones de fenómenos físicos constituirán un nicho potencial y cuáles no lo constituirán. La idea de un nicho ecológico vacío no es concebible. Existe una infinidad de maneras en que los elementos del mundo físico puedan reunirse para describir un nicho ecológico, pero casi todas nos parecerán absurdas o arbitra-

rias si nunca hemos visto un organismo ocupar un nicho semejante. Hasta una pequeña variación en la descripción de un nicho ecológico conocido abre posibilidades que nunca han sido aprovechadas. No existe un animal que vuele, que viva sobre los árboles en nidos hechos de hierbas y se alimente con la vasta cantidad de hojas disponibles en lo alto de los árboles. Las aves que viven en los árboles no se nutren con hojas ni comen cortezas o moho o hierbas o raíces. Por otro lado, hay procedimientos de supervivencia que parecerían absurdos si no los hubiésemos observado. ¿Quién podría imaginarse que existen hormigas que viven recogiendo y triturando hojas para preparar el terreno en el que sembrarán esporas de moho para asegurarse la comida? Y sin embargo, esas hormigas existen.

Cuando se buscaron formas de vida en Marte surgió un ejemplo práctico del problema que plantean los nichos ecológicos definidos arbitrariamente en ausencia de organismos. Mientras se proyectaba el primer módulo que debía llegar a Marte, surgió el problema de cómo detectar la presencia de formas de vida en el planeta rojo. Se sugirieron dos soluciones. La primera consistía en un largo artefacto que, sería arrojado fuera del módulo sobre el polvo marciano y luego retirado y pasado bajo bajo la lente de un microscopio. El microscopio debía transmitir imágenes a la Tierra y esas imágenes podrían examinarse en busca de objetos que parecieran similares a una célula viviente o al producto de una forma de vida. Esta técnica se basa en una definición morfológica de lo que es una forma de vida. La segunda solución, que fue por fin la adoptada, consistía en un tubo que debía aspirar polvo marciano e introducirlo en una cámara de reacción llena con un medio de cultivo para organismos microbianos. El carbono y el carbohidrato contenidos en ese medio de cultivo fueron marcados radiactivamente, de modo que el

anhídrido carbónico liberado cuando las células utilizaban el carbohidrato para extraer de él energía, pudiese ser determinado por un revelador de radiactividad. Esta segunda técnica parte, en cambio, de una definición fisiológica de lo que es una forma de vida.

Indescriptible fue el enorme júbilo de los hombres de ciencia que seguían el experimento cuando la máquina, después de llegar a su destino, comenzó realmente a enviar señales que indicaban un rápido aumento de anhídrido carbónico radiactivo en la cámara de reacción. Luego, de repente la producción de anhídrido carbónico se interrumpió, aunque el mecanismo funcionaba perfectamente. Este tipo de comportamiento es inusitado y desconocido en los cultivos bacterianos en crecimiento. Cuando las células comienzan a aprovechar el medio de cultivo contenido en una vasija, la tasa de producción de anhídrido carbónico debería dejar de crecer rápidamente para alcanzar un *plateau* transitorio y luego comenzar a decrecer de modo continuo a medida que las células van muriendo de hambre. Una interrupción repentina de la producción resulta inexplicable. Se convocó luego a una reunión para discutir los resultados y todos llegaron a la conclusión de que en Marte no existía vida y de que la producción de anhídrido carbónico inicial era la consecuencia de una disgregación del medio de cultivo en la superficie de las minúsculas partículas de polvo que catalizaban el proceso. A continuación esa disgregación de compuestos orgánicos en la superficie de microscópicas partículas de arcilla fue reproducida en laboratorio. El problema del módulo consistía en haberse llevado a Marte un nicho ecológico y en haber tratado de verificar si la vida del planeta lo llenaría. Se había partido del supuesto de que los nichos ecológicos existen en ausencia de organismos y que los organismos desarrollados en Marte irían a ocupar esos nichos vacíos.

¿No era razonable suponer que un nicho ecológico tan importante como una fuente de carbón para el metabolismo energético y un poco de oxígeno estarían presentes en Marte? Pero los científicos habían supuesto la existencia de ese nicho ecológico sobre la base de sus conocimientos de la vida terrestre. Si los nichos no existen antes que los organismos, sino que se forman según la naturaleza de los organismos mismos, entonces no podemos tener la menor idea de cómo serán los nichos ecológicos marcianos hasta no haber visto en acción a algún organismo marciano. Que sepamos, las formas de vida marciana captan la energía con un mecanismo completamente diferente, ¡o tal vez son alérgicas al azúcar!

Para llegar a una noción de ambiente correcta y útil, a fin de comprender la evolución pasada, para poder prever las condiciones terrestres del futuro y llevar a cabo una investigación eficaz sobre la existencia de formas de vida extraterrestres, es necesario aclarar varios aspectos de la relación que hay entre organismo y ambiente.

En primer lugar, los organismos determinan qué elementos del mundo exterior van a constituir su ambiente y qué relaciones entre esos elementos son relevantes para los organismos. En mi jardín hay árboles y hierba que crece alrededor de ellos; hay también algunas piedras aquí y allá en el terreno. La hierba forma parte del ambiente de un febe oriental (*Sayorius phoebe*), un pájaro que construye su nido con hierba seca; las piedras no forman parte de su ambiente. Aunque desaparecieran, para ese pájaro eso no tendría la menor importancia. Pero, por otro lado, esas piedras forman parte del ambiente de un tordo, un pájaro que las usa como yunque para romper el caparazón de los caracoles con que se nutre.[1] A cierta altura de los troncos hay boquetes que los pájaros carpinte-

ros utilizan como nidos, pero esos agujeros no forman parte del ambiente del febe ni del tordo. Los elementos que constituyen el ambiente de cada pájaro están determinados por las actividades vitales de cada especie. Si pedimos a un ornitólogo que nos describa el ambiente de un pájaro, la descripción será más o menos la siguiente: "El pájaro se alimenta de insectos de verano, cuando estos son abundantes, pero en el otoño pasa a nutrirse con semillas. Se construye un nido de hierbas y ramitas unidas con barro, más o menos a tres metros de altura del terreno, y entre las ramas de un árbol pequeño. En primavera y en verano es posible encontrarlo hasta en una latitud de 55°, pero en invierno se traslada más al sur y está ausente en latitudes de más de 40°. En primavera, los machos son los que llegan primero para elegir los territorios que después serán ocupados por las hembras a los fines de la reproducción, etcétera". Cada elemento de esta descripción ambiental está relacionado con las actividades del pájaro. Como resultado de las propiedades de los órganos sensoriales, del sistema nervioso, del metabolismo y de la forma del animal, se crea una yuxtaposición espacial y temporal de fragmentos del mundo, yuxtaposición que produce un ambiente relevante para el organismo. Y esta determinación de los aspectos relevantes basada en los organismos no se refiere sólo a esos animales, cuya actividad motora les permite trasladarse de un lugar a otro y manipular partes del mundo físico. Las flores, cuya fecundación con polen depende de insectos que aparecen durante el verano avanzado, son fertilizadas por insectos completamente diferentes de los que fecundan las flores primaverales. Las flores que tienen corolas largas y delgadas son fertilizadas por colibríes que no forman parte del ambiente de las flores achatadas y abiertas, por más que los dos tipos se abran en el mismo mo-

mento el uno junto al otro. En consecuencia, las fluctuaciones de las poblaciones de colibríes tendrán una gran influencia en el logro de la fecundación de uno de estos tipos de flores, pero no en el otro, porque esos pájaros forman parte del ambiente de las flores largas y delgadas, pero no del ambiente de sus vecinas espaciales y temporales.

En general, no es posible comprender la distribución geográfica y temporal de las especies si se concibe el ambiente como una propiedad de la región física, antes que como un espacio definido por las actividades de los mismos organismos. En el caso de los animales, esto puede significar que el comportamiento del individuo le permite buscar condiciones físicas en algún lugar especial, lo que se ha dado en llamar "microhábitat"; estos lugares no son típicos de una región en un sentido amplio. Sólo de este modo logramos comprender la conducta aparentemente paradójica de la mosquita de la fruta, la *Drosophila pseudoobscura*, en los experimentos llevados a cabo para determinar qué nivel de humedad prefiere esta especie. Esas mosquitas viven tanto en las regiones áridas como en aquellas más húmedas de América del Norte. Cabía esperar que, cuando se las introdujera en un ambiente con cierto gradiente de humedad, las mosquitas provenientes de la región árida se trasladaran hacia la extremidad más árida del gradiente, en tanto que aquellas de la región más acuosa preferirían el extremo más húmedo del gradiente. Sin embargo, ocurrió todo lo contrario: las mosquitas de las regiones áridas mostraban preferir una alta tasa de humedad más que aquellas procedentes de las regiones húmedas. La explicación de lo observado está en el hecho de que la humedad en la cual las mosquitas viven en la naturaleza está determinada por el microhábitat que ellas han elegido. Ninguna mosquita de la fruta podría en reali-

dad vivir en un ambiente xerófilo porque se secaría y moriría rápidamente. Las mosquitas de la faja xerófila en verdad viven en pequeñas hendiduras y en los intersticios que hay entre las hojas, lugares en los que la humedad tienen un nivel local más alto. Su capacidad de sobrevivir en una región generalmente árida depende de su mayor o menor capacidad para buscar el microhábitat húmedo de esa región. Si queremos saber cuál es el ambiente de un organismo debemos preguntárselo al organismo mismo.

En segundo lugar, los organismos no sólo determinan qué aspectos del mundo exterior les son relevantes en cuanto a las características de su forma y de su metabolismo, sino que construyen activamente el mundo que los circunda, en el sentido literal de la palabra. Todos sabemos que las aves y las hormigas construyen nidos, que los gusanos de tierra excavan sus boquetes y que los seres humanos confeccionan vestidos y fabrican casas, pero estos parecen casos particulares. En realidad, todos los organismos terrestres, tanto las plantas como los animales, se crean alrededor una especie de cascarón que puede observarse mediante instrumentos simples. Si, por ejemplo, tomamos un ser humano y lo vemos a través de lentes Schlieren para determinar las diferencias de densidad óptica del aire, se observará que hay un estrato de aire más denso alrededor del cuerpo, estrato que se diluye lentamente hacia lo alto en dirección de la cabeza. Ese estrato está constituido por aire caliente y húmedo producido por el calor metabólico del cuerpo. Se lo puede observar alrededor de cualquier organismo que tenga un metabolismo y viva inmerso en el aire; en efecto, se lo puede observar hasta alrededor de los árboles.

De ello se sigue que el individuo no vive en la atmósfera tal como normalmente la imaginamos, sino que lo hace en una atmósfera que él mismo produce y

que lo aísla del aire exterior. La existencia de ese estrato explica el hecho de que cuando sopla viento sintamos frío; en efecto, el viento arrastra ese estrato aislante y deja al cuerpo expuesto a la temperatura efectiva del ambiente que lo rodea. En circunstancias normales, es ese caparazón tibio, húmedo y autoproducido lo que constituye el espacio inmediato dentro del cual se mueve el organismo; trátase de un espacio que cada uno de nosotros lleva consigo así como el caracol lleva su caparazón.

En tercer lugar, los organismos no sólo determinan aquello que les es relevante y crean una serie de relaciones físicas entre esos aspectos relevantes del mundo exterior, sino que además alteran continuamente su ambiente. Toda especie, no sólo la del *Homo sapiens*, está destruyendo su ambiente porque utiliza recursos que ya escasean y los está transformando de una manera tal que sus herederos ya no podrán emplearlos. Cada célula que interviene en el metabolismo transforma la comida en desechos venenosos. Las plantas absorben agua de la tierra y la exhalan al aire. Si bien luego el agua retorna a la tierra, la tasa local de precipitaciones es esencialmente independiente de esa absorción, por eso en algunas regiones las plantas se están creando las condiciones de aridez en que viven. Pero todo consumo implica también una producción. Es decir, los sistemas de seres vivos transforman los materiales, absorbiendo materia y energía en una forma y restituyéndolas en una forma diferente que podrá luego ser consumida por otra especie. Los desechos producidos por el consumo de alimento por parte de una especie son a su vez alimentos para otra especie. Los excrementos de los grandes herbívoros se convierten en alimento para las cucarachas. El anhídrido carbónico producido por los animales se convierte en la materia prima para que se produzca la foto-

síntesis de las plantas. Por consiguiente, todos los organismos alteran no sólo su ambiente propio, sino también los ambientes de otras especies de una manera esencial para permitir la supervivencia de esas otras formas de vida. La interpretación simplista e incorrecta del darwinismo, por la cual se afirma que la naturaleza "tiene los colmillos y las garras manchados de sangre", que todos los organismos están en constante lucha entre sí, que hay que comer o ser comido, no tiene absolutamente en cuenta este aspecto productivo de los procesos vitales. El escritor satírico norteamericano Mort Sahl decía: "Recordemos que por más egoístas, crueles e insensibles que nos hayamos mostrado hoy, cada vez que respiramos hacemos feliz a una flor". Una especie no realiza esta transformación productiva sólo a favor de otra especie. Es bien sabido que las raíces de las legumbres contienen nódulos de bacterias que, una vez en el terreno, transforman el nitrógeno gaseoso contenido en el aire en nitratos solubles firmes. Esos nitratos son luego absorbidos por las raíces para nutrir a la misma planta que las ha producido. Pero las raíces hacen aún algo más: condicionan físicamente el terreno, al desmenuzarlo, al cambiar la forma, las dimensiones y la composición de sus partículas de manera tal que hacen más fácil el desarrollo de otras raíces y al mismo tiempo dejan en el terreno ácidos que favorecen la formación de asociaciones micóticas con los hongos del terreno. Estas asociaciones simbióticas, en las que los hongos penetran en el tejido de las raíces de la planta, son mecanismos importantes en cuanto a su nutrición.

La expresión "alteración" del ambiente no describe exactamente el modo como los organismos modelan sus condiciones locales. La intensidad de la luz, la temperatura, la humedad y la velocidad del viento, datos registrados oficialmente y comunicados a los perió-

dicos, han sido captados por instrumentos situados en lo alto de edificios o en montañas o hasta en espacios abiertos. Pero estas no son las mismas condiciones que se encuentran en los campos donde se cultivan plantas como el maíz, o en las selvas. La intensidad de luz, la temperatura, la humedad, el desplazamiento de aire y la composición gaseosa de la atmósfera en un campo cultivado o en una selva varían con la altitud del terreno. El microclima que se crea cerca de la superficie es muy diferente de aquel que se encuentra entre dos hojas situadas en la parte inferior de una planta de maíz, microclima que a su vez es muy diferente del microclima de las hojas situadas en lo alto de la planta. Las zonas climáticas cambian a medida que la planta crece y se hace más alta. En efecto, las hojas se alargan y tocan las hojas de las plantas vecinas. Estas variaciones microclimáticas desempeñan una parte extremadamente importante en el crecimiento y la producción, porque la intensidad de las radiaciones solares y la concentración de anhídrido carbónico en la superficie de las hojas son factores que determinan la tasa de fotosíntesis y en consecuencia la tasa de crecimiento y de productividad de la planta de maíz. Por eso, la tasa de crecimiento determina el microambiente que a su vez determina la tasa de crecimiento. No sólo esta es una variable importante, también lo es el exacto esquema morfológico de las hojas. La distancia que separa a la hojas y su posición en el tallo, la forma de cada hoja, el ángulo en que crecen respecto del tallo, la pelusa de su superficie determinan cuánta luz, cuánta humedad y cuánto anhídrido carbónico tendrán las hojas, y asimismo con cuánta rapidez el oxígeno producido por la fotosíntesis será consumido. Todos estos factores influyen en la planta de una manera que es característica de su esquema de desarrollo. Las consecuencias prácticas de toda esta complejidad se

ven claramente en los experimentos de ingeniería botánica. En su intento de hacer aumentar la productividad de las cosechas, los ingenieros botánicos determinan precisamente el microclima que rodea a la planta y luego tratan de modificar la estructura de las hojas para aumentar la luz que cae en las superficies fotosintéticas e incrementar el anhídrido carbónico disponible. Pero cuando se estudian estas plantas rediseñadas, nacidas de cultivos seleccionados, se comprueba que las condiciones microclimáticas, para las cuales habían sido proyectadas, ya han cambiado. En consecuencia, se repite el procedimiento y la remodificación cambia de nuevo las condiciones. Los ingenieros botánicos no sólo se encuentran ante la situación de tener que apuntar a un blanco móvil, sino también ante el hecho de que los desplazamientos del blanco están determinados por su propia actividad. Como veremos, este proceso nos servirá de modelo para comprender de manera más realista la evolución por selección natural.

Otra consecuencia de la remodelación de su ambiente por parte de los organismos es la lucha entre generaciones. En algunas regiones rurales del Nordeste de los Estados Unidos como Vermont o la parte septentrional del estado de Nueva York, en la década de 1850 se alcanzó la máxima densidad de población. En aquella época casi toda la superficie de la tierra estaba ocupada por haciendas rurales y granjas. En esas regiones en las que el estrato de terreno fértil es tan delgado y en las que la estación agrícola es tan breve, cultivar los campos resultaba muy difícil, tanto que, cuando el gobierno alentó la conquista de nuevas tierras en el Oeste medio, donde las condiciones para la agricultura eran ideales, se prqdujo un verdadero éxodo de la población. Como consecuencia muchas de las tierras cultivadas de la región volvieron a cubrirse

de vegetación. En Nueva Inglaterra, este retorno de la vegetación comenzó con el crecimiento de plantas herbáceas y de monte bajo; luego aparecieron zonas de pino estróbilo que se hacían cada vez más espesas. A comienzos del siglo XX, esos bosquecillos de pino maduraron y fueron talados en grandes cantidades para producir madera y papel. Los propietarios de las tierras, por lo general grandes industrias del papel, intentaron entonces hacer que los pinos volvieran a crecer, pero no lo lograron porque continuaban naciendo espontáneamente árboles latifoliados que quitaban espacio a las plantitas de pino estróbilo. El proceso se produce naturalmente. En Nueva Inglaterra, a medida que los pinos crecen y comienzan a morir o son talados, no son sustituidos por arbustos de la misma especie sino por plantas latifoliadas. El fracaso de la segunda generación de pinos se debe en parte al hecho de que los pinos jóvenes son más sensibles a la baja intensidad de luz que los arbustos latifoliados. En los bosques talados, así como en aquellos que envejecen naturalmente, los arbustos latifoliados continúan viviendo a la sombra de los pinos adultos y apenas estos desaparecen aquellos crecen con rapidez y así roban espacio a los pinos que aún deben desarrollarse, mientras que los pinos adultos crean un ambiente muy sombreado que impide el crecimiento de ejemplares más jóvenes. Los mismos bosques cambiaron las condiciones que dieron origen a los bosques de abetos, de modo que estos ya no pudieron reproducirse. Esta historia de desarrollo de los bosques, que comenzó con el abandono de los campos, siguió con el nacimiento de hierbas y montes bajos, luego con el nacimiento de pinos y por fin con el de las plantas latifoliadas, es un ejemplo clásico que permite comprender el fenómeno de las hierbas dañinas estudiado por los ecologistas. Las hierbas dañinas forman parte de esa especie de

plantas que pueden crecer sólo en condiciones perturbadas, al borde de los caminos, en jardines, en zonas quemadas, en selvas taladas y que, después de haber crecido, modifican las condiciones de la zona hasta el punto de impedir el nacimiento de una segunda generación. Estas especies pueden continuar existiendo sólo porque continúan produciéndose perturbaciones en un lugar o en otro, o porque tienen mecanismos que favorecen su amplia difusión fortuita. El fenómeno de las hierbas dañinas es la manifestación de un principio general del desarrollo histórico de cualquier sistema de seres vivos, el principio de que las condiciones que hacen posible el advenimiento de un estado del sistema quedan anuladas por ese mismo estado.

El cuarto elemento que hay que tener en cuenta para demostrar que los organismos construyen su ambiente es la variación de las propiedades estadísticas de las condiciones exteriores a medida que esas condiciones entran a formar parte del ambiente del organismo. Los sistemas de seres vivos pueden calcular la media temporal y el curso de la variación, es decir que, lo mismo que los matemáticos, pueden usar integrales y diferenciales.

En condiciones que varían tanto desde el punto de vista espacial como desde el punto de vista temporal, los organismos tienen necesidad de poder distribuir en el curso de su vida los efectos de la variación. Las plantas operan la fotosíntesis durante el día pero no durante la noche, en primavera y verano, pero no durante el invierno. Las plantas del desierto pueden absorber suficiente agua para germinar y crecer sólo un año de cada cinco, a saber, cuando se registra un ocasional aguacero. En las regiones templadas, generalmente durante la mitad del año no se producen alimentos para los animales herbívoros. Los organismos deben poder distribuir estas fluctuaciones periódicas almace-

nando materiales o energía en los períodos productivos para luego consumirlos cuando no hay producción de ellos. Esto quiere decir que los aspectos relevantes del ambiente deben manifestarse relativamente constantes para la fisiología del organismo, a pesar de las fluctuaciones de los procesos autónomos que generan los materiales de que está compuesto el ambiente del organismo. En los animales hay tejidos especiales en los que se acumulan las grasas durante los períodos de alta nutrición para ser luego metabolizadas durante los períodos de penuria. Un tipo particular de acumulación de grasas es el de la yema del huevo en los insectos, en los reptiles y en las aves; ese almacenamiento suministra energía durante el período del desarrollo cuando el animal no puede nutrirse autónomamente. En los insectos holometabólicos este mecanismo está un paso más desarrollado. La forma adulta del organismo se desarrolla en una especie de envoltura o capullo, la crisálida. La larva o el gusano es sencillamente una máquina que se nutre y almacena grasa comiendo vorazmente. Luego se forma la crisálida; toda las estructuras de la larva se destruyen, salvo el tejido embrionario, de manera que el animal adulto se construye desde el principio usando la energía de la grasa acumulada. Las plantas almacenan energía en los tubérculos subterráneos o en los hidratos de carbono o en las proteínas de las semillas, a fin de que el crecimiento del año siguiente o de la generación siguiente pueda aprovechar la energía acumulada internamente.

A modo de recurso, una especie puede utilizar para sus propios fines la acumulación temporaria de energía de otra especie. Las encinas almacenan energía fotosintética al producir bellotas y las ardillas acumulan energía al apropiarse de las bellotas. Las culturas humanas han creado mecanismos especiales para

favorecer esta apropiación de recursos. Las fiestas rituales y las ceremonias en las que se hacen obsequios, como el *potlatch* de los indios de la costa del Pacífico, se celebran en períodos en que los recursos son suficientemente abundantes para asegurarse contra los tiempos magros. Los granos de maíz son energía acumulada y se los da como alimento a los cerdos, los que almacenan la energía en su grasa. Luego se sacrifica a los cerdos y se los congela a fin de almacenar energía para los hombres, quienes pagan más o menos el mismo precio por la carne de cerdo en todas las estaciones del año porque los mercados de los bienes de consumo distribuyen las fluctuaciones del precio entre estaciones productivas e improductivas. El dinero tiene que ver con los tiempos de disponibilidad de los recursos en virtud del ahorro, las inversiones y los préstamos.

Y no sólo la energía tiene que ver con el tiempo, sino que también las señales del mundo físico se relacionan con él. Muchas plantas florecen cuando el número total de días-grados acumulados por encima de cierta temperatura alcanza un umbral crítico. El comienzo de la hibernación de mamíferos como los osos coincide con el momento en que ciertos compuestos acumulados en la sangre alcanzan un nivel crítico. Algunas jornadas nubladas o más frías hacen que las aves comiencen a migrar hacia el sur o que caigan las hojas de las plantas caducas. En todos estos casos se verifica una transformación de señales exteriores en informaciones químicas almacenadas; esto hace que se disparen cambios fisiológicos o de conducta cuando se alcanza un umbral crítico.

Los organismos hacen distinciones aun en lo que respecta al espacio y al tiempo, a fin de poder determinar la tasa de cambio de las condiciones exteriores y reaccionar en consecuencia. Desde el punto de vista de

los procesos vitales de algunos organismos es la tasa de cambio, antes que el nivel absoluto del factor físico, lo que forma parte de su ambiente y lo que la naturaleza del organismo ha incorporado en el ambiente. Es muy común entre los invertebrados cambiar su forma de reproducción y pasar de una forma sexuada a otras asexuadas. En el caso de los parásitos, la señal de que ha llegado el momento de pasar de la forma asexuada de reproducción a la forma sexuada está dada por el traslado de una especie huésped originaria (el huésped primario) a un huésped secundario con el que han entrado en relación de manera relativamente reciente durante el curso de la evolución. Una explicación razonable de este cambio de la forma de reproducción es que en el curso de la evolución han sido seleccionados algunos genotipos que le permitieron sobrevivir en su huésped primario, pero cuando cambia de huésped. son necesarios nuevos genotipos. La reproducción asexuada deja sin cambios los genotipos originarios, en tanto que la recombinación sexuada produce una vasta gama de nuevos genotipos, algunos de los cuales pueden ser más adecuados al nuevo huésped. En este caso, hay una correspondencia directa entre forma de reproducción e identidad del huésped, lo cual explica cómo una especie puede cambiar su forma de reproducción en respuesta a un ambiente "peor". Una situación más interesante se observa cuando la dirección del cambio es irrelevante. En los *Cladocera*, pequeños artrópodos de agua dulce, la reproducción permanece asexuada mientras la temperatura, el oxígeno disuelto en el agua, la disponibilidad de alimento y el grado de agolpamiento de los organismos permanecen constantes. Si se verifica un repentino cambio en estas condiciones, un aumento o una disminución del alimento. una variación de la temperatura, del oxígeno o del espacio, los *Cladocera* pasan a la reproducción sexuada.

No es el nivel de estos factores lo que cuenta, sino que un cambio cualquiera de nivel hace que se dispare el resorte sexuado. Los organismos han advertido que se ha producido un cambio en el factor, no en su nivel absoluto: aplican, por así decirlo, la derivación matemática.

En suma, los organismos determinan biológicamente la naturaleza física efectiva de las señales procedentes del exterior. Transforman una señal física en una completamente diferente y el resultado de este cambio es lo que las funciones del organismo perciben como una variable ambiental. En un mamífero, cuando la temperatura del aire sube, el aumento de la agitación térmica de las moléculas exteriores no produce un correspondiente aumento de la agitación térmica de las moléculas interiores. Un mínimo cambio inicial de la temperatura interna se convierte en una señal endocrina que emite el hipotálamo, señal que produce un gran número de modificaciones internas en el nivel químico, neuronal y anatómico: se trata de cambios producidos en la concentración de las hormonas, en el nivel de los azúcares de la sangre, en el ritmo respiratorio, en la actividad química de las glándulas sudoríparas, en la concentración de las fibras musculares de la piel. Esta transformación de un tipo de señal en otro distinto depende de la biología interna de la especie, de modo que especies diferentes se conducirán de manera diferente. La agitación de las moléculas internas de una serpiente de cascabel expuesta al mismo aumento de agitación térmica de las moléculas del aire exterior experimentará también un considerable aumento y entonces el animal cambiará de ambiente y se deslizará bajo una roca o alguna maleza. Si estoy caminando por el desierto y me ocurre que sin querer molesto a una serpiente de cascabel, me llegarán señales en la forma de fotones que llegan a mi retina y

vibraciones del aire que llegan a mis tímpanos. Inmediatamente mi fisiología traducirá estas señales físicas en un notable aumento de la concentración de adrenalina en la sangre, lo cual tendrá como consecuencia un aumento de la sudoración, de la presión sanguínea, de las pulsaciones cardíacas y del ritmo respiratorio. Por otro lado, si los mismos fotones y las mismas vibraciones del aire llegan a otra serpiente de cascabel se verificarían en ella modificaciones internas completamente diferentes, sobre todo si se tratara de una serpiente del sexo opuesto. Estos son ejemplos simples y obvios de un concepto general, a saber, que lo que determina el ambiente efectivo de los organismos es su biología, y sus genes, pues la biología de cada especie decide el modo como se incorporan en sus reacciones las señales físicas internas. Los fenómenos externos corrientes del mundo físico y biótico pasan a través de un filtro de transformación creado por la biología específica de cada especie y es el producto de esta transformación lo que llega a los organismos y se convierte en algo relevante para ellos. La metáfora platónica de la caverna es muy apropiada: los procesos autónomos del mundo exterior no pueden ser percibidos por el organismo; la vida de este está determinada por las sombras proyectadas en la pared, sombras transformadas por su propia aportación creativa.

Se podría objetar que semejante visión de la relación entre organismo y mundo exterior no tiene en cuenta algunas fuerzas físicas y principios universales a los que ningún ser vivo puede escapar. Después de todo, no son los organismos quienes inventaron la ley de gravedad. En verdad, existen relaciones físicas en cuyo seno los organismos deben construir su ambiente, pero las limitaciones físicas "universales" con frecuencia son relevantes sólo en el caso de ciertos ti-

pos de organismos y no en el caso de otros. En un nivel macroscópico, especies diferentes viven en campos de influencia de fuerzas físicas diferentes. La ley de gravitación universal es un ejemplo de ello. Que la gravedad sea un factor que influya en el ambiente de una especie depende de las dimensiones del organismo. Los animales de tamaño mediano o grande, como los vertebrados, están construidos anatómicamente de manera tal que están sujetos a la ley de la gravedad. Los grandes dinosaurios, lo mismo que los elefantes, tenían necesidad de huesos muy densos en relación con su longitud. La resistencia de los huesos aumenta con el aumento del área de la sección y, por lo tanto, aumenta proporcionalmente al cuadrado de las dimensiones lineales del organismo, pero el peso que pueden soportar los huesos aumenta proporcionalmente al cubo de sus dimensiones lineales. Las bacterias, que viven en un ambiente líquido, en cambio, no están sometidas a la gravedad, que es una fuerza insignificante para el caso de objetos de dimensiones tan pequeñas y que flotan en un líquido. Pero la diferencia de dimensiones entre elefantes y bacterias está codificada en sus respectivos genes: en este sentido, fueron los genes de los organismos quienes establecieron si la gravedad era importante o no para ellos. Los dinosaurios más grandes mitigaban los efectos de la gravedad viviendo en parte sumergidos en el agua, otra decisión tomada por sus genes. Las bacterias, si bien en la construcción de su ambiente pueden ignorar la gravedad porque son tan pequeñas, permanecen fuertemente sometidas a otra fuerza física "universal" a causa de sus dimensiones mismas. Si con el microscopio observamos bacterias en un líquido de cultivo, comprobamos que se mueven sacudidas de un lado a otro por la agitación térmica de las moléculas dĕl medio de cultivo, o sea, por la fuerza que produce el movimiento browniano.

En cambio, las moléculas del aire no nos agitan ni nos llevan de un lado a otro continuamente, pues somos demasiado voluminosos para que el movimiento browniano tenga algún efecto sobre nosotros. Las diferencias de dimensiones y los diversos medios en que están inmersos los organismos tienen una gran importancia para determinar las relaciones ambientales de los organismos, pero estos factores dependen de la biología interna de la especie.

Y también es necesario darse cuenta de que la vida en su complejidad se desarrolla en condiciones exteriores que dependen de sus actividades biológicas. Actualmente, la atmósfera de la Tierra contiene alrededor de un 20% de oxígeno y un 0,03 de anhídrido carbónico, y estas cantidades imponen serias limitaciones a la evolución de las especies. Pero la actual composición del aire es consecuencia directa de las actividades biológicas del pasado. La atmósfera prebiótica, lo mismo que la atmósfera de otros planetas, no contenía casi nada de oxígeno libre porque ese elemento es tan reactivo que sólo podía existir en combinaciones químicas. En realidad, la mayor parte del oxígeno existía en la forma de anhídrido carbónico que estaba presente en alta concentración en la atmósfera y en el agua. El oxígeno que ahora se encuentra en el aire lo está gracias a la fotosíntesis de las plantas verdes. Esas mismas plantas han intrapolado el anhídrido carbónico en forma sólida, o bien en el carbonato de calcio de la piedra caliza depositado por las algas, o bien en los carburantes fósiles. Las condiciones físicas exteriores que limitan la evolución de los organismos actuales fueron construidas por sus antepasados.

¿Existen casos en los que los organismos "se adaptan" a un ambiente impuesto por el exterior, en lugar de "construirlo" con sus propias actividades vitales? Los agricultores arrojan insecticidas en los campos y

esto constituye un desafío exterior para los insectos. De vez en cuando, grandes erupciones volcánicas pueden llenar de polvo la atmósfera de toda la Tierra en cantidades suficientes para influir extensamente en el crecimiento de las plantas, aunque sólo por un breve período. Si, con todo, es cierto que algunos grandes cuerpos celestes provenientes del espacio exterior cayeron en la Tierra, las perturbaciones de la atmósfera que produjeron habrían influido en todas las formas de la vida durante un período de tiempo más largo y habrían podido causar la extinción de una gran cantidad de especies. La inclinación del eje de rotación terrestre cambia progresivamente respecto del sol y una de las consecuencias de la precesión del eje es el periódico enfriamiento y calentamiento de toda la superficie de la Tierra. Por eso, periódicamente se producen glaciaciones y los organismos deben adaptarse a ellas. Sin embargo, aun en estos casos, la biología de los organismos determina las condiciones exteriores. Cuando los insectos se adaptan a los insecticidas y se hacen más resistentes a ellos, los agricultores utilizan con más frecuencia los insecticidas y hasta cambian el producto. En consecuencia, los agricultores construyen un ambiente que les será perjudicial. Y aun en el caso de los cambios planetarios más significativos, la importancia que tenga un fenómeno para una especie depende en parte de la biología de esa especie. Las plantas terrestres y los grandes herbívoros que dependen de ellas para sobrevivir están mucho más afectados que las especies acuáticas por las erupciones volcánicas y por la caída de meteoros. Las extinciones masivas producidas en el pasado no castigaron casualmente a las especies, sino que lo hicieron sobre la base de la biología de cada una de ellas. La visión de la evolución que propone un mundo exterior autónomo hecho de "nichos" en los cuales los organismos deben insertarse y a los que

deben adaptarse, ignora uno de los aspectos más característicos de la historia de la vida.

Comprender el hecho de que todo organismo construye su propio ambiente y que no existen ambientes sin organismos tiene una consecuencia política inmediata. El creciente movimiento ambientalista que procura impedir una serie de modificaciones del mundo natural, que, en el mejor de los casos, serán desagradables y, en el peor, catastróficas para la existencia humana, no puede continuar usando el falso grito de guerra "¡Salvemos el ambiente!". No existe un "ambiente" al que haya que salvar. El mundo habitado por organismos vivos está siendo modificado y reconstruido por las actividades de todos esos organismos, no sólo por las actividades humanas. Ese movimiento tampoco puede continuar marchando con la bandera "¡Salvemos a las especies en extinción!". De todas las especies que han existido alguna vez, el 99,99% se han extinguido y todas las especies que existen actualmente algún día se extinguirán. En realidad, todas las formas de vida de la Tierra algún día desaparecerán, si no por otra razón, porque dentro de unos dos mil millones de años el sol explotará y abrasará la Tierra. Como la vida ha tenido su origen hace más de dos mil millones de años, podemos afirmar con seguridad que en la Tierra la vida está a mitad de camino. Y no existen pruebas del hecho de que los seres vivos se hayan adaptado mejor al mundo de alguna manera. Si bien el tiempo medio de una especie, desde su origen hasta su extinción, ha sido diferente en las varias eras a causa de las glaciaciones, de la deriva de los continentes y de la ocasional caída de meteoros, no ha mostrado ninguna tendencia a aumentar a largo plazo. Tampoco existe base objetiva alguna para sostener la tesis de que las especies están en armonía o en equilibrio las unas con las otras o con el mundo exterior. No

podemos impedir que el ambiente se modifique ni que las especies se extingan. Lo que podemos hacer es tratar de influir en la velocidad de extinción y en la dirección del cambio a fin de que la vida resulte más aceptable para los seres humanos. Lo que no podemos hacer es mantener las cosas en la condición actual.

Notas

1. En realidad, en la región donde vivo no existen tordos de este tipo, pero existen en otras zonas herbosas semejantes.

3

El todo y las partes: causas y efectos en biología

En los dos capítulos anteriores he tratado dos aspectos de un mismo tema. ¿Cómo es posible segmentar el mundo de los objetos y de los procesos de una manera que nos permita comprender la historia y el funcionamiento de los fenómenos naturales? El problema de la correcta segmentación del mundo en niveles apropiados nos viene de la tradición analítica que la ciencia moderna ha heredado de la ciencia del siglo XVII. Si el animal es semejante a una máquina, como sostenía Descartes en la quinta parte de su *Discurso del método*, síguese de ello que ese animal está formado por partes distinguibles, cada una de las cuales tiene cierta relación causal con el funcionamiento de las otras. Pero el modelo cartesiano no es sólo una descripción del funcionamiento del mundo, sino también un enfoque de los fenómenos naturales. Si decido estudiar un animal como si fuese una máquina, acepto también la idea de que el animal puede dividirse en partes cuya identidad, en su condición de partes, no presenta ningún problema y acepto asimismo la idea de que ellas están relacionadas entre sí por una inequívoca cadena de relaciones causales, la cual, a su vez, da como resulta-

do las propiedades del todo. Si abro un reloj mecánico para ver cómo funciona, veré una serie de engranajes, palanquillas y resortes cuya identidad como partes del reloj no puedo ciertamente poner en duda. Resulta claro dónde termina un engranaje y dónde comienza otro y asimismo que esas partes aparentemente separadas son elementos cuyas relaciones funcionales es necesario determinar para explicar cómo funciona el reloj en su conjunto.

En segundo lugar, si retiro o altero un solo engranaje o muelle, o interfiero de cualquier manera en su funcionamiento, es posible individualizar la serie de fuerzas concatenadas que regulan el reloj. Toda la explicación se basará en la manera como un resorte trasmite una fuerza motriz a un engranaje, el cual trasmite una fuerza a otro engranaje y luego a un tercero y así sucesivamente. El todo tendrá una velocidad determinada por el número de dientes de cada engranaje y estará limitada por el mecanismo de escape. Una clara concatenación de causas y efectos une los elementos físicos predefinidos de la máquina. Este método analítico para comprender y estudiar los sistemas biológicos, que es apropiado en el caso de una máquina, está implícito en la misma palabra organismo, usada por primera vez en el siglo XVIII. La analogía es la analogía que existe entre el organismo vivo y el órgano, el instrumento musical compuesto de partes separadas que trabajan juntas para producir un resultado final. Esto representa un radical alejamiento de la visión holística de los sistemas naturales como entidades indisolubles que no podrían entenderse analizando las varias partes. Trátase de una versión anterior a la era de la Ilustración y que resuena en las palabras de Alexander Pope: "[ocurre lo mismo que]cuando tratas de comprender la vida disecándola y esta se te escapa en el momento mismo en que la aprehendes".

En los últimos trescientos años, el modelo analítico alcanzó un éxito inmenso, porque explica la naturaleza de una manera tal que nos permite manipularla y prever sus comportamientos. Hoy nos parece muy claro que la visión holística del mundo impide cualquier comprensión práctica de los fenómenos naturales. Pero el éxito del modelo mecánico, a diferencia del fracaso del modelo holístico, considerado oscurantista, ha producido una visión hipersimplificada de las relaciones entre las partes y el todo y entre las causas y los efectos. El éxito del reduccionismo ingenuo y del análisis simplista se debió en parte a la naturaleza, por así decirlo, oportunista del trabajo científico. Los hombres de ciencia abordan el estudio de aquellos problemas que se adaptan a sus métodos, de la misma manera como los ejércitos medievales asediaban las ciudades por cierto período de tiempo y sometían aquellas partes cuyas defensas eran débiles, en tanto que abandonaban aquellas que presentaban resistencia. La ciencia, tal como la practicamos hoy, resuelve los problemas para los cuales sus métodos y sus instrumentos son adecuados, y los científicos pronto aprenden a plantearse sólo las cuestiones que pueden ser resueltas. Apoyándose en su indiscutible éxito, en cuanto a afrontar los problemas fáciles, nos aseguran que tarde o temprano, con los mismos métodos, triunfarán también sobre aquellos más difíciles. El descubrimiento de la secuencia del ADN ha resuelto el problema de cómo las informaciones contenidas en la estructura de las proteínas se almacenan en las células, de manera que, seguramente, el descubrimiento de la estructura de algunas moléculas, acaso del mismo ADN, resolverá el problema de cómo las informaciones contenidas en la estructura social se almacenan en el cerebro. Naturalmente, las informaciones sobre la estructura de las proteínas no están todas al-

macenadas en la secuencia del ADN porque el "empaquetado" (*folding*) de los polipéptidos contenidos en las proteínas no está del todo especificado por su secuencia de aminoácidos. Este hecho se ignora convenientemente, porque en las condiciones fisiológicas de las células normales el empaquetado es único, pero cuando las células son anómalas o cuando los genes humanos se incorporan en microorganismos que crecen en un caldo de cultivo, ese proceso puede dar resultados diferentes porque la estructura final "correcta" de una proteína depende de la formación de los justos empaquetados intermedios, lo cual no se verificará si las condiciones exteriores no son las apropiadas. En realidad no sabemos cuáles son las normas que regulan el empaquetado de las proteínas; por consiguiente nadie ha logrado todavía redactar un programa computarizado que, partiendo de la secuencia de aminoácidos de un polipéptido, pueda prever cuál será el empaquetado de la molécula. Hasta esos programas que intentan caracterizar de manera muy aproximada el empaquetado de partes de las proteínas, incluyéndolo en amplias clases estructurales como la de las espirales alfa o la de los pliegues beta son exactos sólo en un 75%. Parece que en este campo tampoco estamos haciendo grandes progresos. La dificultad derivada del hecho de que una proteína no es una simple sarta de aminoácidos, por más que esté constituida por estos. Una proteína es una molécula única con propiedades vibracionales y tridimensionales únicas que cambian durante el empaquetado parcial, de modo que el proceso que minimiza la energía libre durante el empaquetado sigue un blanco móvil. Generalmente los biólogos moleculares no llaman la atención sobre el hecho de que ignoramos cómo se determina la estructura de las proteínas, pero continúan repitiéndonos que es el ADN el que las fabrica.

A pesar de los extraordinarios éxitos alcanzados por la biología analítica y reduccionista, prácticamente debemos tratar todavía las cuestiones más interesantes, como los problemas de la mente y de la forma. ¿Cuál es la neurofisiología y la neuroanatomía de recuerdos específicos almacenados? ¿Se encuentran los mismos recuerdos en los mismos "lugares" en diferentes momentos? Hasta el ordenador más simple reorganiza las informaciones a medida que se agregan otras nuevas. ¿Y cómo funciona la atención consciente? Mientras escribo este capítulo, se da un momento en el que pienso en la frase que estoy escribiendo, luego me pregunto cuál será la próxima sonata que ensayará mi esposa, pienso también después en el trabajo que ha realizado el fontanero en mi casa y por fin mi atención vuelve al manuscrito. ¿Qué es lo que determina cuál información almacenada en mi cerebro me vendrá a la "mente" en un determinado momento? La dificultad no está en la falta de una información cualquiera que, por sí sola, nos haría encontrar las respuestas, sino precisamente en el hecho de que no sabemos cómo formular las preguntas. En el curso de las varias eras tecnológicas e imbuidos del modelo mecánico, hemos adoptado una serie de metáforas que se pusieron de moda. El cerebro se parangonó primero con una pequeña central telefónica, luego se lo comparó con un holograma, después con un ordenador digital elemental, luego con un elaborador de proceso paralelo y ahora con un elaborador de proceso distribuido.

Profunda es nuestra ignorancia acerca de cómo se generan las formas orgánicas, a pesar de los progresos realizados por los estudios de la biología molecular sobre el desarrollo. Pero la genética del desarrollo no ha hecho otra cosa que sustituir una pregunta a la que no está en condiciones de encontrarle una respuesta (el problema de la forma) por una pregunta que, en cam-

bio, puede responder. La pregunta originaria era: ¿por qué los apéndices que crecen a los dos lados de mi cabeza tienen la forma y la estructura de orejas, antes que de pies, y por qué tienen el aspecto de orejas humanas y no el aspecto de orejas de elefante? La genética del desarrollo ha encontrado una respuesta a otra pregunta: qué genes son leídos por las células situadas en la extremidad anterior de un embrión y cuáles son leídos por las células situadas en su extremidad posterior. Pero saber qué genes son leídos no representa un respuesta al problema de la forma; esta es una cuestión que tarde o temprano deberá encontrar una respuesta cuando se determinen la génesis de las estructuras celulares internas (otro problema de forma), el plano de división de las células, el número de divisiones celulares, el deslizamiento y repliegue de estratos de tejidos y, sobre todo, cuando se determinen aquellas denominadas "informaciones posicionales", que influyen de manera decisiva en estos procesos de localización en el cuerpo en el cual se verifican.

La dificultad de aplicar el simple modelo de la máquina al estudio de los organismos surge por tres motivos. Los organismos tienen dimensiones intermedias y su heterogeneidad interna está vinculada con sus funciones, de modo que los organismos establecen complejas relaciones causales con otros sistemas heterogéneos. Varias consecuencias de estas características hacen inadecuado el sencillo modelo de la máquina como instrumento de comprensión y análisis. En primer lugar, no existe un modo único y evidente de dividir un organismo en "órganos" apropiados para permitir el análisis causal de sus diversas funciones. En segundo lugar, el organismo es el punto de conexión de un gran número de fuerzas débilmente determinantes, ninguna de las cuales es sin embargo dominante. En tercer lugar, la separación de

causas y efectos resulta problemática. Por fin, los procesos orgánicos tienen una contingencia histórica que impide cualquier tipo de explicación universal.

El problema de cómo establecer cuál sea el modo más conveniente de segmentar un organismo y sus funciones está en la base de muchas de las más acerbas divergencias registradas entre los biólogos. En el momento actual existe una fuerte división. Algunos representantes de la biología molecular sostienen que una explicación definitiva del funcionamiento de los organismos vivos sólo se puede obtener describiendo la estructura y las propiedades químicas de sus moléculas; por otro lado, los representantes de la biología de los organismos afirman que es necesario tomar en consideración todo el organismo, principalmente si se quiere comprender la evolución de la vida. Es todo el organismo el que vive o muere, el que se reproduce en mayor o menor medida y por lo tanto, es todo el organismo el que está sujeto a la selección natural. Pero esta contraposición entre moléculas individuales y organismos enteros para establecer cuál sea el nivel más adecuado de observación y explicación es una contraposición falsa. Es verdad que la biología molecular, en su forma reduccionista más extrema, parece sostener que la estructura de una molécula aislada tiene un inmenso valor explicativo: por eso resulta tan importante que el ADN sea "autorreplicante". Pero en el estudio concreto de la biología molecular, el objeto real de la investigación es la interacción de las moléculas entre sí, como por ejemplo en la explicación de los mecanismos de síntesis de nuevas porciones de ADN que utilizan las porciones anteriores como moldes, o la explicación de la síntesis de las proteínas que utilizan informaciones contenidas en algunas secuencias del ADN. Para desarrollar el programa de estudios moleculares sobre el funcionamiento o el desarrollo de las

células, es necesario trazar un mapa de los recorridos de conexión causal entre moléculas, porque no es posible saber a priori qué conjunto de moléculas constituye una unidad funcional relevante. En cierto sentido, los varios enfoques moleculares de la biología son tentativos y procuran determinar las unidades de relaciones causales "naturales" partiendo de elementos individuales.

Por su parte, los representantes de la biología de los organismos, de hecho, nunca usaron la totalidad del organismo como unidad de estudio, sino que de alguna manera siempre lo han seccionado sin explicar con claridad con qué criterio se realizaba esa operación. Los evolucionistas tratan de explicar la evolución de la mano o del cerebro, del sistema circulatorio, de la forma de las hojas o la morfología de las flores dividiendo el organismo con un procedimiento intuitivo que nos dice más sobre la psicología de la percepción humana que sobre las efectivas relaciones entre las varias partes de los animales y de las plantas. ¿En virtud de qué criterio la unidad evolutiva y funcional debería ser la mano antes que un dedo o una de sus articulaciones? Un ejemplo de las dificultades que surgen de la segmentación arbitraria de un organismo es el problema de la evolución del mentón en los seres humanos. En general, la anatomía humana es un ejemplo de ese fenómeno del desarrollo neoténico, por el cual el ser humano adulto se asemeja más a un feto de mono que a un mono adulto; durante la última parte del desarrollo fetal del hocico y del cráneo de un mono, por ejemplo, las arcadas superciliares y la cresta sagitaria crecen más y presentan un desarrollo diferenciado, mientras que los seres humanos parecen nacer con los caracteres del estadio de desarrollo anterior. Una excepción a esta regla es el caso del mentón: tanto en los fetos de mono como en el primer estadio de los fetos

humanos, el mentón está deprimido, pero con el progreso del desarrollo el mentón humano se hace cada vez más prominente. Se han emitido no pocas hipótesis sobre el motivo por el cual la selección natural ha elegido el mentón prominente para los seres humanos, lo cual representa una excepción a la ley de la neotenia. Sin embargo parece que la única respuesta posible no sea que el mentón es el fruto de una particular adaptación, sino que el mentón en realidad no existe como algo de carácter propio. El rasgo que nosotros identificamos como mentón no es otra cosa que la consecuencia del crecimiento de dos huesos independientes: el hueso dental, en el que están insertados los dientes de la mandíbula inferior, y el hueso mandibular, que constituye la mandíbula propiamente dicha. En el curso de la evolución humana ambos huesos se han acortado con respecto al resto del cráneo y ambos muestran rasgos de neotenia. Pero la retracción del hueso dental ha sido más rápida que la del hueso maxilar y esto ha dado origen a una protuberancia llamada "mentón". No se trata de una unidad funcional o del resultado de una fase del desarrollo, sino que es una forma accidental a la cual la percepción común ha dado un nombre y que ha llegado a ser objeto de estudios científicos. Los errores de este tipo son muy frecuentes en las explicaciones basadas en la adaptación, sobre todo cuando se trata de dar una justificación evolucionista a las conductas sociales de los seres humanos. De esta manera, los sociólogos explican, basándose en el concepto de la adaptación y de la selección natural, la tendencia universal de los seres humanos a concebir religiones, por más que en la mayor parte de las culturas, incluso la cultura griega clásica, las religiones no tenían funciones sociales separadas (ni palabras para expresar esto) que correspondieran a la actual categoría occidental.

A veces se dice que las unidades de estudio más apropiadas son las funcionales, pero este punto de vista pone aun más en evidencia las ambigüedades del enfoque. Por "función" entendemos alguna propiedad del organismo que sirve para mantenerlo vivo o para permitirle reproducirse. Una dificultad fundamental que encontramos cuando se buscan las suturas o uniones "naturales" entre las varias partes de un organismo es la de que existen funciones en diversos niveles. La circulación de la sangre desempeña la función vital de permitir que las células respiren, pues les lleva oxígeno y retira los productos de desecho; por consiguiente, el corazón parece ser una unidad anatómica natural. Pero la contracción muscular tiene la función de hacer latir el corazón y por lo tanto también la estructura de las células de sus músculos y su esquema de inervación constituyen un nivel de estudio apropiado. Por otra parte, la reducción de las fibras musculares individuales tiene la función de hacer contraer los músculos y depende de la química de dos proteínas, la actina y la miosina. Existe una serie jerárquica de funciones que sirven a otras funciones superiores y ningún nivel es el único correcto para analizar el funcionamiento o la historia evolutiva del organismo. Otro problema que presenta la explicación de las funciones es el hecho de que, además de la jerarquía vertical de funciones, existe una multiplicidad horizontal de conexiones funcionales que definen las partes según diferentes topologías. Los huesos tienen la función de dar rigidez al cuerpo y sostén a los músculos, pero también son los lugares en que se acumula el calcio, y la médula ósea es el tejido en cuyo seno se producen los nuevos glóbulos rojos. Según el enfoque que se adopte, los "huesos" pueden considerarse como elementos estructurales macroscópicos, como conjunto de células que segregan calcio, o bien como tejido embrionario del sistema circulatorio.

El enfoque funcional de la definición de las partes clarifica el proceso mismo de definición. Para ser "partes" las cosas deben ser parte de algo; a saber, no se puede hablar de partes, a menos que exista un todo del cual ellas son componentes. En los sistemas biológicos, a causa de la jerarquía de las funciones y de las múltiples relaciones causales que se intersecan entre sí, la determinación de las partes sólo se puede hacer una vez definido el "todo" apropiado. A diferencia de los esquemas físicos simples, como el de los planetas que giran alrededor del sol, ese todo se define, no por el espacio que ocupa, sino por la función que desempeña y por los trayectos causales que sirven a aquella función. Aristóteles sostenía que la función del cerebro era enfriar la sangre y, en efecto, la extensísima red de vasos sanguíneas que se encuentra en la superficie del cerebro desempeña un papel importante en irradiar el calor del cuerpo. Pero, desde el punto de vista de la termorregulación, la división en cerebelo y cerebro, con los lóbulos temporal, parietal y frontal, carece de significación. Sólo cuando el cerebro se ve como sede de la función sensorial, de la función motora y de la función cognitiva, las habituales divisiones neuroanatómicas son partes apropiadas de ese todo.

La concepción reduccionista del mundo que domina nuestro estudio de la naturaleza generalmente se desarrolla en dos fases: primero se da un procedimiento analítico con un movimiento que va de arriba abajo y que segmenta el todo en las partes que lo constituyen; luego viene una fase de síntesis en la que se descubren las relaciones causales entre las partes. Este método de indagación funciona siempre que se trate de individualizar el todo y definir la anatomía del sistema. El sistema solar está constituido por el Sol, por los planetas y los satélites de estos. Toda la dinámica de ese sistema puede expresarse en términos de masa,

distancia y velocidad de estos objetos espacialmente definidos. La investigación biológica, en cambio, parte generalmente de un proceso sintético con un movimiento que va de abajo hacia arriba y en el que los objetos y los fenómenos se ven como partes. Son, como en la comedia de Pirandello, personajes en busca de un autor. El proyecto Genoma humano, cuya finalidad es establecer la secuencia de todo el ADN de un genoma humano (más bien de un conjunto de diversos seres humanos), es precisamente de esta índole. El primer paso será describir la secuencia ordenada y completa de las combinaciones de los cuatro ácidos nucleicos (A, adenina; C, citosina; G, guanina; T, timina), secuencia que constituye los 3000 millones de nucleótidos del ADN. Luego, esa secuencia debe dividirse en partes de variada longitud que corresponden a unidades funcionales, los genes y sus elementos reguladores. En la secuencia existen señales internas que permiten formular una hipótesis sobre los límites de esa parte de gen que se traduce en proteína, pero se trata de una hipótesis que sólo puede confirmarse cuando efectivamente se encuentre una proteína en el organismo. Además, resulta prácticamente imposible establecer los confines de las secuencias reguladoras, y cada caso debe ser estudiado mediante un laborioso proceso que consiste en modificar el ADN y ver cuáles son las consecuencias de estas modificaciones en la fisiología o en el desarrollo. Por consiguiente, es imposible segmentar en genes una secuencia de ADN antes de saber cómo la célula lee las diversas partes del ADN mientras éste fabrica la proteína. Pero este es sólo el primer paso. Incluso después de haber identificado todos los genes como unidades funcionales para la producción de las proteínas no conoceremos aún la función de estas proteínas. Por lo tanto, no sabremos cómo armar el conjunto de los genes y de sus proteínas en subsiste-

mas funcionales y conexiones causales. Nos encontraremos, antes bien, en la situación del paleontólogo, quien sabe que el estegosaurio tenía grandes placas óseas a lo largo del dorso, pero se ve obligado a preguntarse: "¿Para qué servían esas placas?". En biología, preguntarse "para qué sirve algo" no es como en el análisis de las partes de un motor o de un reloj. En este último caso, todas las funciones son conocidas de antemano y es seguro que todas las partes internas tendrán una u otra de esas funciones. En el caso de los organismos vivos, hay naturalmente funciones generales comunes como el movimiento, la respiración y la reproducción, pero también muchas funciones particulares que son peculiares de las diversas formas de vida y que no es posible conocer de antemano. Además, en realidad no es cierto que cada parte desempeñe una función. Muchas partes del organismo son consecuencias epifenoménicas de modificaciones que han tenido lugar en el curso del desarrollo o son residuos sin ninguna función heredados de remotos antepasados. Sólo la convicción casi religiosa de que en el mundo todo tiene una finalidad puede llevarnos a buscar una explicación funcional de las impresiones digitales, de las cejas o de los pelos que aparecen en el pecho de los hombres. En biología, no podemos escapar a la relación dialéctica entre partes y todo: antes de poder reconocer partes significativas, debemos definir el todo funcional integrado por aquellas; luego, reconoceremos topologías muy diferentes unas de otras que dependen de aquello que estamos tratando de explicar.

El problema de cómo segmentar los organismos en sistemas separados y efectivamente independientes existe hasta en los niveles más bajos de la descripción. Un ejemplo de esta dificultad es la cuestión de si es posible describir la evolución de un solo gen sobre la base de los efectos de diferentes estados de ese gen o si

es necesario tomar en consideración simultáneamente grupos de genes. Examinemos, por ejemplo, un gen que tenga dos alelos, *A* y *a*, que producen dos efectos fundamentalmente diferentes en la fisiología del organismo. Los tres genotipos *AA, Aa* y *aa* tendrán distintas probabilidades de supervivencia y de reproducción expresadas numéricamente en términos de idoneidad, W_{AA} W_{Aa} y W_{aa}. Es posible calcular la idoneidad media (*average fitness*), W, de una población que tenga estos tres genotipos en cualquier proporción, multiplicando la idoneidad de cada genotipo por su frecuencia relativa en esa población y agregando los tres genotipos. Según un principio esencial de la dinámica de la genética evolucionista, la frecuencia de los distintos genotipos cambiará de manera tal que aumenta esta media en cada generación hasta alcanzar un máximo. Los genotipos más idóneos se reproducen más y en cada generación sucesiva su porcentaje aumenta; en consecuencia, aumenta también la idoneidad media de la población. Supongamos que haya un segundo gen con dos alelos como alternativa, *B* y *b* distribuidos entre la población. También sus tres genotipos *BB, Bb* y *bb* tendrán grados distintos de idoneidad y también la frecuencia de estos genotipos cambiará de modo tal que aumenta la idoneidad media de la población. Pero cada individuo de la población tendrá uno de los tres genotipos del gen *A, a* y uno de los tres genotipos del gen *B, b*; en consecuencia habrá nueve genotipos diferentes en la población, cada uno con su grado de idoneidad reproductiva. ¿Cuál es la dinámica de la evolución genética en este caso? La respuesta depende de las relaciones entre las diferentes idoneidades de los nueve genotipos. Una posibilidad es la de que la diferencia de idoneidad entre los genotipos de cada gen no esté condicionada por el otro gen. Un caso extremadamente simplificado es el que aparece en el cuadro 1.

La idoneidad de *Aa* es exactamente intermedia entre las idoneidades de *AA* y *aa* independientemente del genotipo del *locus B,b* y, viceversa, la idoneidad del genotipo *Bb* es exactamente intermedia entre *BB* y *bb* independientemente de la situación en el *locus A,a*. En este caso, cada gen evolucionará independientemente del otro y la secuencia del alelo *A* aumentará en cada generación en el locus *A,a,* así como aumentará la frecuencia del alelo *B* en el locus *B,b*. Sin embargo, si existe algún tipo de interacción fisiológica entre los dos genes, las diferencias de idoneidad en un locus pueden también cambiar de dirección según el genotipo presente en el otro locus. El cuadro 2 ilustra un ca-

	AA	*Aa*	*aa*
BB	0,60	0,70	0,80
Bb	0,75	0,85	0,95
bb	0,80	0,90	1,00

Cuadro 1. Valores hipotéticos de idoneidad de genes causalmente independientes.

Cromosoma EF	Cromosoma CD		
	bl/bl	*bl/BL*	*BL/BL*
td/td	0,791	1,000	0,834
td/TD	0,670	1,006	0,901
TD/TD	0,657	0,657	1,067

Cuadro 2. Valores de idoneidad de los nueve genotipos de las variaciones cromosómicas *bl, BL,* del cromosoma CD y *td, TD,* del cromosoma EF en la langosta australiana *Moraba scurra.*

so de este tipo, sobre la base de datos reales relativos al polimorfismo genético de dos diferentes variantes cromosómicas, la *bl,BL* del cromosoma CD y la variante *td*, *TD* del cromosoma EF de una langosta australiana, la especie *Moraba scurra*. Como muestra el cuadro, las diferencias de idoneidad de uno de estos polimorfismos genéticos están fuertemente condicionadas por el genotipo del otro. El genotipo más idóneo del cromosoma EF es *td*/*td* cuando en el otro cromosoma es *bl*/*bl*, pero es *TD*/*TD* cuando en el otro cromosoma es *BL*/*BL*. Para saber lo que ocurrirá en una población en evolución, debemos considerar la idoneidad media de la población variando las dos entidades genéticas simultáneamente. Podemos calcular la idoneidad media de la población en virtud de cualquier combinación de frecuencias de los dos diferentes sistemas cromosómicos y representar la idoneidad media como la elevación por encima de un plano cuyas dimensiones están constituidas por las frecuencias de los tipos cromosómicos *BL* y *TD*. Esto aparece en la figura 3.1 en la forma de una especie de carta topográfica. Las frecuencias de las variantes cromosómicas *BL* y *TD* están representadas en dos ejes y la idoneidad media de cada composición de la población está representada por la elevación sobre el plano de la página, elevación obtenida ligando todos los puntos de igual altura, como se hace para trazar el mapa topográfico de una cadena montañosa. Los "picos" (P) de idoneidad son dos; uno situado en el ángulo inferior derecho, donde tanto *TD* como *BL* han alcanzado el 100% en la población. Y el otro está situado en el borde superior donde no hay cromosomas *TD* y los cromosomas *BL* están cerca del 55%. En cambio los "valles" (V) de la idoneidad se encuentran en ángulos opuestos. La regla dinámica es que la población se modifica de manera tal que alcanza un "pico". Pero ¿qué pico? Los posibles resultados fi-

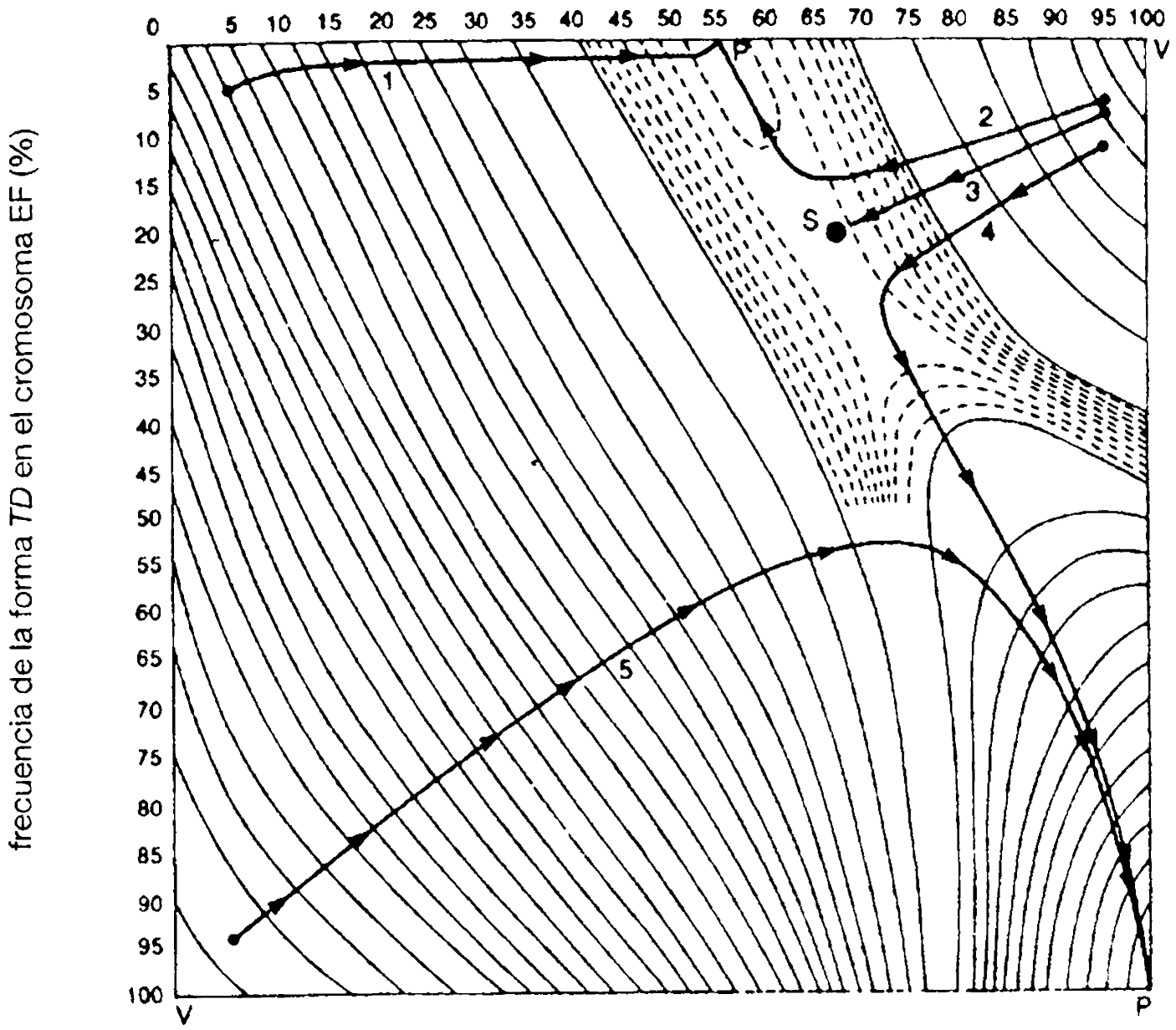


Figura 3.1. Topografía de idoneidad de los dos sistemas cromosómicos en la langosta australiana *Moraba scurra*. En el eje horizontal figuran las frecuencias de la forma *BL* en el cromosoma CD y en el eje vertical figuran las frecuencias de la forma *TD* en el cromosoma EF. Las líneas topográficas ligan las composiciones genéticas de pares de idoneidad media. Los "picos" de idoneidad están marcados con la letra P, los "valles", con la letra V y la sillada (meseta) con la letra S. Las líneas en que figuran las flechas indican los trayectos de evolución genética previstos a partir de puntos diferentes.

nales del proceso evolutivo son dos y cuál de ellos se verificará depende de la composición genética inicial de la población. Las flechas muestran la evolución prevista a partir de condiciones iniciales diferentes. Es interesante observar que una pequeñísima diferencia de las condiciones iniciales, en el ángulo superior de-

recho (trayectos 2 y 4) puede llevar a grandes diferencias en el resultado final. El trayecto 3 ilustra cómo quien escala esta cadena montañosa de la adaptación puede llegar a una meseta o sillada situada entre dos picos y permanecer bloqueado allí, porque en ese punto la topografía es llana. El trayecto 5 ilustra una ulterior complicación posible. En el curso de la evolución a lo largo de este trayecto, que trepa suavemente a lo largo de la superficie con un aumento gradual pero continuo de la idoneidad media, la frecuencia del cromosoma *TD* pasa inicialmente de alrededor del 95% a alrededor del 55%, pero luego invierte la dirección y aumenta hasta alcanzar el 100%. Si no supiéramos de la existencia del sistema *bl,BL* diríamos que las idoneidades del sistema *td,TD* se han invertido y que por lo tanto debe de haberse producido un cambio en el ambiente. En cierto sentido, esto es cierto porque el sistema *bl,BL* es un ambiente genético para la pareja *td,TD*, de manera que mientras las frecuencias de los genotipos *bl,BL* cambian, el ambiente de la pareja *td,TD* se modifica continuamente y en consecuencia también cambian las idoneidades de los genotipos de este polimorfismo. Este comportamiento complejo de las entidades genéticas separadas *bl,BL* y *td,TD* es la consecuencia de una segmentación del genoma de la langosta que no resulta apropiada para estudiar el problema. Aun si los polimorfismos *bl,BL* y *td,TD* son distintos desde el punto de vista de su identificación genética, juntos forman una unidad fisiológica única con nuevas formas alternativas, cada una de las cuales tiene sus propias características de idoneidad. Calcular separadamente las idoneidades de los dos sistemas cromosómicos no tiene sentido desde el punto de vista biológico.

Este caso nos enseña algo muy importante. No es cierto que las partes del genoma de un organismo no

puedan tratarse nunca como elementos causales separados. A veces esto es posible, a veces no lo es, según qué diferencias genéticas que se tomen en consideración, en qué especie estudiada y en qué circunstancias ambientales. No existen reglas universales para segmentar los organismos. En los Estados Unidos, que tienen tantos gobiernos estaduales con leyes diferentes, a menudo es imposible saber lo que prevé la ley sin saber en qué Estado ha surgido una determinada cuestión. Cuando se hace una pregunta sobre este punto, un abogado norteamericano responderá que "depende de la jurisdicción". Lo mismo cabe decir en biología.

Los posibles resultados alternativos del proceso evolutivo ilustrados por las variaciones cromosómicas de la *Moraba scurra* no constituyen una peculiaridad aislada, sino que son características generales de la evolución. El modelo de la máquina aplicado a la vida ha llevado a los biólogos a ignorar una de las características comunes de muchos sistemas físicos que dependen de las condiciones iniciales. Si digo que me he desplazado 25 kilómetros al este y 40 kilómetros al sur, es imposible saber que he llegado a Milán si antes no sé que he partido de Varese. Esta dependencia de las condiciones iniciales no se aplica en cambio a las máquinas, cuyo funcionamiento generalmente no depende de su desarrollo individual o de la historia propia de su invención.[1] Para reparar un automóvil, un mecánico no tiene necesidad de saber cómo funciona una línea de montaje, ni conocer la historia de la invención o del desarrollo del motor de combustión interna. Pero el biólogo no es un mecánico, y es imposible comprender la situación de los organismos vivos sin tener en cuenta su historia. Todas las especies existentes son el resultado de un proceso histórico úni-

co que comenzó cuando se originó la vida, un proceso que habría podido desarrollarse por muchas sendas diferentes de aquella que efectivamente siguió. La evolución no es un proceso lineal, sino que se trata de una trayectoria móvil, históricamente contingente, que se desarrolla a través del espacio de las posibilidades. Parte de esta contingencia histórica se debe al hecho de que aun las condiciones físicas en que la vida se ha desarrollado tienen una historia contingente, sólo que muchas de las vicisitudes relativas a la evolución se deben a la posibilidad de múltiples trayectorias aun cuando las condiciones exteriores sean fijas. Pensar que toda diferencia entre las especies debe ser la consecuencia de fuerzas selectivas diferentes que han operado sobre ellas es un prejuicio de los evolucionistas que tienden a explicar los caracteres de los organismos desde el punto de vista de la adaptación. Por ejemplo, en el caso simple de las variaciones cromosómicas de la *Moraba scurra* esto no es cierto. Las diferencias de idoneidad entre los nueve genotipos son constantes fijas que no varían en una población que sigue la trayectoria 2 y la población que sigue la trayectoria 4. Sin embargo, los resultados son totalmente diferentes. Poblaciones sometidas a idénticas condiciones selectivas pueden alcanzar puntos finales diferentes de la evolución; por consiguiente, la observación del hecho de que dos especies son diferentes no es la prueba evidente de que se han diferenciado por motivos de adaptación. Muchos son los casos en que grupos de especies conexas presentan una gran variedad de formas del mismo carácter fundamental, pero no parece posible hallar historias selectivas que justifiquen cada forma en particular. Los dinosaurios ceratópsidos tenían cuernos óseos muy semejantes a los de los modernos rinocerontes y la parte posterior de su cráneo se alargaba para formar un amplio collar en-

crespado (figura 3.2). Es razonable suponer que las protuberancias del cráneo de esos dinosaurios herbívoros tuviesen la función de protegerlos en caso de ataques de depredadores carnívoros o durante los en-

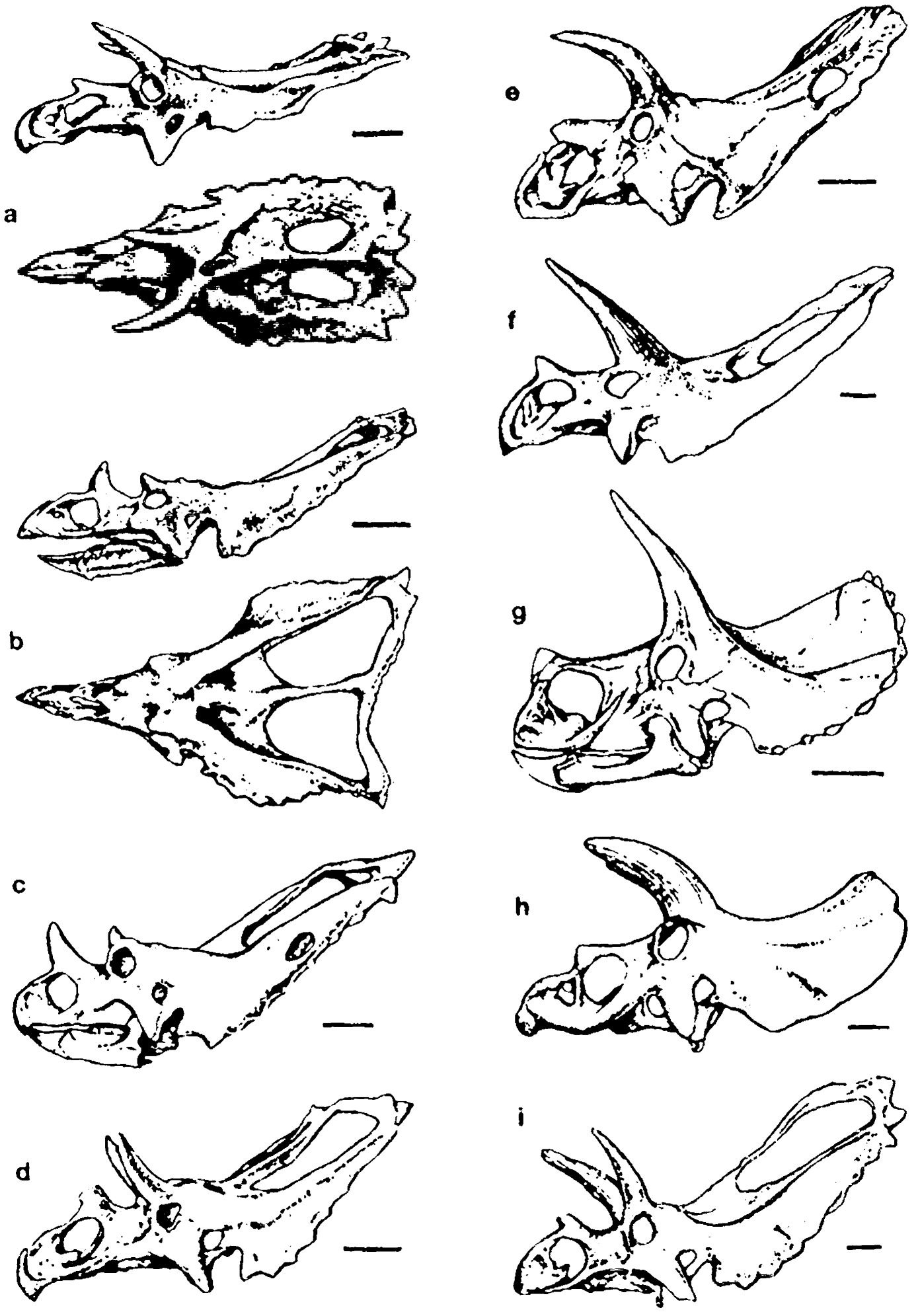


Figura 3.2. Cráneos de varios ceratópsidos que muestran las diversas dimensiones de los cuernos y de los collares.

frentamientos entre los mismos ceratópsidos. Lo que resulta menos fácil de explicar son las enormes variaciones que, de una especie a otra, hay en el número y en las dimensiones de los cuernos y en la extensión del collar. Las dimensiones de estos caracteres no tendían a aumentar con el tiempo, y los ceratópsidos de cuernos pequeños coexistían con las especies dotadas de cuernos mayores. Un equivalente moderno de esta situación es la presencia de rinocerontes con dos cuernos en Africa y de rinocerontes con un solo cuerno en la India. ¿Alguien querría realmente sostener que alguna cosa del ambiente africano favorece el crecimiento de dos cuernos largos y delgados, en tanto que en la India las condiciones selectivas favorecen el crecimiento de un cuerno corto y ancho? La explicación más simple es que estos son dos resultados alternativos del mismo proceso selectivo que partió de condiciones genéticas iniciales ligeramente diferentes, como lo ilustra el caso de la langosta australiana.

La falta de certeza en los resultados de la selección se debe a un factor aun más elemental: el origen de la variación misma. El mecanismo darwiniano de la evolución implica la selección de variaciones genéticas ya existentes, que enriquece la especie con algunos genotipos y reduce la frecuencia de otros. La selección de una particular característica no puede darse si no está ya presente en la población una variación genética que vaya en dirección de esa característica. Es inútil afirmar que la selección natural favorecerá a un vertebrado con dos alas además de sus cuatro miembros, porque ninguna variación de esta clase se ha registrado nunca en los genes que controlan la segmentación inicial o, si se ha verificado, no ha sido de tal condición que permitiera un desarrollo regular de ese carácter.

Las variaciones genéticas dependen del proceso de mutación y las mutaciones son fenómenos muy ra-

ros. De cien millones de probabilidades, una mutación del ADN tiene alrededor de una sola posibilidad de verificarse, quizás aun menos. Además, cuando se realiza una sola mutación, aunque sea favorable, existen muchas probabilidades de que ella no aparezca ni siquiera en la generación siguiente, porque el único portador de esa mutación podría, por ejemplo, no trasmitirla a sus pocos herederos. El tiempo necesario para que una mutación del tipo justo se verifique y alcance una frecuencia tal que llegue a ser significativa en el ámbito del proceso de selección es aproximadamente el tiempo de la duración de la vida de una especie. En consecuencia, la mayor parte de las mutaciones que serían seleccionadas, en el caso de verificarse, no aparecen nunca. Una especie debe contentarse con las variaciones que efectivamente posee. Además, las mutaciones que pueden realizarse en una especie están condicionadas por la situación genética de la especie en el momento adecuado. Toda mutación es una sustitución individual verificada en el interior del ADN. Para dar lugar a una variante genética de la secuencia del ADN que sea útil a los fines de la selección, no es suficiente una sola mutación, sino que pueden ser necesarias varias y todas del tipo justo. Como los vertebrados son animales dotados de cuatro miembros, pueden necesitarse muchas mutaciones, ninguna de las cuales útil en sí, para llegar a una variante genética que podría conducir al agregado de alas, aunque conservando las patas delanteras. En el *Enrique IV* de Shakespeare, el pomposo Owen Glendover se jacta de poseer grandes poderes y exclama: "Puedo invocar la venida de monstruos desde las vastas profundidades", y Hotspur le responde: "También yo puedo hacerlo, como cualquier otro hombre, pero ¿acudirán los monstruos cuando los invocamos?". Puede ocurrir también que la selección invoque, pero que ninguna mutación responda.

Una de las consecuencias de las dimensiones intermedias y de la heterogeneidad interna de los organismos vivos consiste en que estos son el punto en que se encuentra un gran número de fuerzas débilmente determinantes. El movimiento elíptico de los planetas está totalmente determinado por su masa, por su velocidad y por la distancia que los separa entre sí y del Sol. En la extremidad opuesta de la escala dimensional, las propiedades químicas y físicas de los átomos dependen del número de electrones y nucleones que los componen. Las propiedades y el movimiento de sistemas homogéneos muy grandes o muy pequeños están determinados por un reducido número de fuerzas que interactúan unas con otras y cada una de ellas ejerce un considerable efecto sobre el sistema en el momento en que lo perturba. El estudio de estos sistemas ha constituido un modelo para las ciencias físicas y el inmenso éxito que alcanzaron la física y la química en cuanto a prever los comportamientos del mundo y manipularlo se debió a la existencia de factores causales que ejercen un efecto relevante. Teniendo en cuenta los valores fijos de pocas variables manipulables, efectivamente puede reproducirse el comportamiento del sistema. En algunos casos, el estado final puede manifestarse particularmente sensible a pequeñas variaciones de los valores iniciales, pero este es un problema de precisión antes que de complejidad de las causas. Por eso, mientras una sonda de investigación está viajando hacia Saturno, a causa de la enorme distancia que debe recorrer, podría resultar necesario introducir una corrección de ruta a mitad de la trayectoria, pero las fuerzas de gravedad, el momento y la inercia son suficientes para hacer fácilmente previsible y manejable el recorrido de la sonda. El problema está en que el modelo de la física, considerada como el paradigma de todas las ciencias, no es aplicable a la biología porque en los

organismos vivos no existen equivalentes de la masa, de la velocidad y de la distancia. Los organismos tienen dimensiones intermedias y asumen formas extrañas. Por consiguiente, no es el primer libro de los *Principia* de Newton, sino el segundo, el que se refiere a los organismos: estos se mueven en un medio viscoso, están sujetos a fricciones, son demasiado pequeños o distan demasiado unos de otros para interactuar en un nivel gravitacional, sus colisiones no son elásticas; su forma, su masa y su centro de gravedad cambian; si viven en el agua, flotan. Sus recorridos sufren constantemente la influencia de fuerzas exteriores e interiores. La característica de un objeto vivo es que éste reacciona a los estímulos exteriores, antes que estar pasivamente condicionado. La vida de un organismo está constituida por continuas correcciones de ruta realizadas a mitad de camino.

Los organismos son también extremadamente heterogéneos en su interior. Sus estados y sus movimientos son el resultado de muchas conexiones causales que se entretejen, de manera que es insólito que una variación normal producida en una de estas conexiones tenga un efecto significativo en el resultado final. Estar enfermos significa ciertamente hallarse a merced de una determinada secuencia causal. Estar obsesionados por una idea fija que condiciona todas nuestras acciones o estar convencidos de que la conducta de todos los demás, sin distinción alguna, es hostil son formas de enfermedad mental. Padecer de una disfunción hepática o renal o tener un tumor o también sufrir una infección respiratoria no grave significa estar a merced de un elemento fisiológico anormal. De modo que hasta podríamos definir la "normalidad" como aquella condición en la que ningún mecanismo individual causal ejerce un control sobre el organismo.

La multiplicidad de los mecanismos causales que, en condiciones normales y tomados uno por uno, ejercen una influencia relativamente débil crea una dificultad particular cuando se trata de explicar procesos vitales. Todos los intentos de comprender las causas implican la observación de las variaciones. No es posible atribuir un determinado efecto a cierta causa, a menos que sea posible ver variar simultáneamente la presunta causa y su efecto. El método de análisis corriente, empleado en la genética, por ejemplo, es el de utilizar las variaciones fisiológicas y del desarrollo provocadas por las mutaciones genéticas para asegurar un papel causal a los genes. Los métodos para estudiar las causas de las variaciones son dos. Uno es el de observar los sistemas en su estado natural y detectar las correlaciones entre varios aspectos de su condición. En realidad, este es el método empleado por los fundadores de la moderna mecánica de los cuerpos celestes: Galileo, Kepler y Newton. Las leyes keplerianas son generalizaciones sobre el comportamiento regular de los planetas, deducidas de las diferencias entre las órbitas de los distintos planetas, y esta es aún la técnica principal usada por los cosmólogos modernos que, después de todo, deben abordar el universo tal como es. Y este es también el método comparativo utilizado por los biólogos en historia natural. Asimismo constituye la fuente de las famosas "leyes" o "reglas" de la variación, que en realidad son sólo la expresión de tendencias antes que de relaciones rígidas, como la regla de Bergmann, según la cual los animales de sangre caliente de la misma familia son más grandes en las regiones frías que en las regiones cálidas. La explicación causal que se da aquí es que la relación entre superficie y volumen disminuye al aumentar el tamaño y que la conservación del calor corporal representa una dificultad para los animales que viven en

lugares muy fríos; por consiguiente, cuanto más pequeña sea la superficie relativa, tanto mejor. En biología las reglas de esta clase, establecidas simplemente sobre la base de correlaciones entre variaciones naturales observadas, no son muchas y cuando se observan tendencias generales las explicaciones causales no son fácilmente verificables, precisamente porque todos los datos disponibles se han utilizado ya para generalizar. La imposibilidad de descubrir regularidades keplerianas con la simple observación de la naturaleza es una de las tantas consecuencias de la multiplicidad de las conexiones causales. Generalmente, los nexos causales se deducen por semejanza, pero en biología no hay ningún sistema que se asemeje a otro. Las diferencias naturales de los efectos observados en varios organismos por lo común no presentan una regularidad suficiente respecto de la variación natural de causas individuales, porque cada una de estas variables, que de suyo sería relevante desde el punto de vista causal, produce efectos demasiado débiles para dominar el gran número de las otras variables. Por consiguiente, los biólogos, lo mismo que los otros científicos, recurren a experimentos en los cuales introducen perturbaciones artificiales. A diferencia de lo que ocurre en el estudio de los sistemas físicos simples, en biología, sin embargo, hay un efecto de escala importante. Si un organismo normal es el punto en que se encuentran muchas fuerzas débilmente determinantes, entonces, el organismo experimental que resulta suficientemente perturbado por una única desviación causal para mostrar efectos regulares es un organismo anormal. En todo caso, el problema de la biología es ver si perturbaciones experimentales excesivamente grandes revelan verdaderamente las causas de las más pequeñas diferencias naturales. Este hecho es particularmente importante en el campo de la genética. Una

drástica mutación de uno de los genes *homeobox* de la *Drosophila* revela seguramente que la "lectura" de ese gen desempeña un papel fundamental en el desarrollo de las alas del insecto, pero no explica la variación normal registrada en las dimensiones de las alas, a menos que se pueda también demostrar que ese hecho está realmente asociado con variaciones menores registradas en la secuencia del ADN de ese gen y que no existen otras fuentes de variación importantes. Si bien ya se ha demostrado que las variaciones en la secuencia del ADN de los genes *homeobox* son en realidad responsables de algunas de las variaciones naturales registradas en las dimensiones de las alas, nos sorprendería que de ese hecho dependiese la mayor parte de las variaciones o todas las que se verifican en diferentes poblaciones de *Drosophila*. Hace un tiempo, una importante técnica experimental para explorar las causas genéticas de las variaciones morfológicas normales era el experimento de selección. Este método consiste en establecer dos líneas reproductivas: por un lado, una serie de generaciones cuyos fundadores son individuos que presentan, por ejemplo, alas más largas, y, por otro lado, una serie cuyos fundadores son individuos que tienen las alas más cortas. Después de un número suficiente de generaciones, las dimensiones de las alas de la llamada línea "alta" serán muy distintas de las dimensiones de la línea "baja". Estas generaciones se usan luego en cruce con una serie de cepas genéticas especiales para establecer en qué cromosomas se encuentran los genes que diferencian las dos líneas; estos serán los "genes de las dimensiones de las alas". Un rasgo común a todos estos experimentos era que, cuando se los repetía independientemente los unos de los otros, la localización cromosómica de los "genes de las dimensiones de las alas" era cada vez diferente. El equivalente moderno de estos experimen-

tos es el intento de localizar los genes de enfermedades mentales como la esquizofrenia o el síndrome bipolar observando el modo como estos fenotipos se transmiten junto con marcadores cromosómicos ya conocidos.

Pero los resultados son absolutamente incoherentes. En una familia el "gen del síndrome bipolar" se localizará decididamente en un cromosoma, mientras que en otra familia aparecerá en un cromosoma diferente. Dejando de lado los problemas experimentales y estadísticos de la observación, esta evidente incoherencia es bien razonable debido a la imprecisión de la definición de este rasgo y a las múltiples conexiones genéticas que deben contribuir a la formación del sistema nervioso central. No debemos esperar que modificaciones genéticas únicas, por drásticas que sean, producidas experimentalmente o debidas a una fortuita mutación natural, justifiquen en casos específicos la mayor parte de las variaciones normales que encontramos en la naturaleza.

Lo que es cierto en el caso de las perturbaciones genéticas es asimismo cierto en el caso de cualquier otra modificación exterior de carácter químico o relativo a la temperatura. En el estado normal, los organismos están protegidos contra los efectos de muchos cambios exteriores e interiores por mecanismos de regulación homeostáticos. Un ejemplo de ello es el control de la temperatura corporal en los mamíferos, obtenido en virtud de la modificación de los latidos cardíacos, del nivel de azúcar en la sangre, de los niveles hormonales, de la dilatación y contracción de vasos sanguíneos y músculos superficiales y de la posición de los pelos que cubren el cuerpo. Otro ejemplo lo constituye el gran número de mecanismos de *feedback* contenidos en las células que mantienen dentro de límites muy restringidos sus tiempos de división o ritmos metabólicos y que logran garantizar la regularidad de los

esquemas de desarrollo a pesar de la presencia de factores genéticos y ambientales que tienden a perturbarlos. Pero todos estos mecanismos homeostáticos funcionan sólo dentro de ciertos límites, de manera que si la perturbación es demasiado intensa, el organismo reacciona. La temperatura ya no está controlada automáticamente en el caso de una inmersión, por breve que sea, en agua helada o extremadamente caliente. El mismo límite existe en el caso de la regulación del desarrollo. Todos los ejemplares de *Drosophila* tienen sobre el dorso cuatro largos pelos llamados cerdas movedizas. Si se introduce una mutación significativa en el genoma de estas mosquitas, el número de cerdas se reduce, pero entre los varios individuos aparecen variaciones de importancia: algunos carecerán de toda cerda, otros tendrán una o bien dos. Los experimentos de selección han demostrado que esta variación es, en la mayor parte de los casos, el resultado de diferencias genéticas ya existentes en las mosquitas normales, un hecho que no había sido posible observar hasta que se hubo puesto a prueba el sistema de desarrollo agregando la mutación. Si el desarrollo se mantiene dentro de límites normales, esta variación no produce ningún efecto en los genes.

El radio de acción limitado de los mecanismos homeostáticos significa que en los sistemas biológicos existen umbrales más allá de los cuales se hacen sentir los efectos de las variaciones causales: pequeñas variaciones naturales que se producen en las conexiones causales no provocan ningún efecto, en tanto que intensas perturbaciones experimentales ponen al organismo en una condición que nada tiene que ver con su funcionamiento normal. A los estudiosos de la genética evolucionista les gustaría mucho saber si la selección natural distingue entre ciertas variaciones genéticas observadas en algunas especies. Si fuera así, es muy

probable que las modificaciones producidas en la composición de una población sean demasiado lentas para ser observadas en el lapso de vida de un investigador. En el nivel experimental, al crear las condiciones exteriores apropiadas, las diferencias fisiológicas entre genotipos podrían ser exageradas, pero, ¿qué revelaría esto sobre las causas de la composición genética de aquella población en la naturaleza?

El hecho de que la biología experimental deba limitarse a manipular una sola causa o un pequeño número de causas introduciendo fuertes perturbaciones, influye mucho en el tipo de explicación que nos ofrecen los biólogos. Los límites metodológicos de los experimentos se confunden con las explicaciones correctas de los fenómenos. La tesis que muchos sostienen, según la cual son los genes los que determinan las características de los organismos, nace de la facilidad con que pueden producirse importantes modificaciones genéticas en el curso de los experimentos y asimismo de las dimensiones de los efectos que estas modificaciones producen en los objetos de estudio. Por otra parte, sólo se toman en consideración aquellos fenómenos que se prestan para ser estudiados mediante ese método. Los estudiosos de la genética del desarrollo se formulan preguntas sobre la diferenciación entre extremidades anteriores y posteriores de los animales y sobre la formación de los principales segmentos intermedios del cuerpo porque es posible descubrir defectos genéticos singulares que alteran ese proceso de formación. Sin embargo, no están en condiciones de explicar cómo es posible que individuos diferentes tengan cabezas y piernas de dimensiones y formas diferentes, de modo que ni siquiera piensan en formularse tal pregunta.

El tercer motivo por el cual el modelo clásico de la máquina no funciona en biología nace de las dificulta-

des que a veces encontramos en separar las causas de los efectos. Como consecuencia de los avances de la cibernética y de la teoría del control, el concepto de *feedback* ha entrado con pleno derecho en el estudio de los sistemas físicos. Estamos acostumbrados a la idea de que una perturbación que alcanza una parte de un sistema complejo puede provocar un efecto en otra parte del mismo sistema que, a su vez, causa una modificación en la primera parte. Este tipo de explicación es normal en el campo de la fisiología celular y del metabolismo, también lo es en algunos modelos de control genético de las primeras fases del desarrollo, en el estudio de algunos aspectos de la neurobiología y de la fisiología general. En biología, el ámbito de aplicación de este tipo de explicaciones es el mismo al que se aplicaba la vieja y simple metáfora de la máquina. La célula o el cuerpo ya no se conciben como una serie de engranajes y palanquillas: se los ve como un sistema de conexiones de señalización que permiten al *feedback* mantener estables los estados o los ritmos y tiempos de la marcha. Siempre hay un modelo: primero era el modelo del reloj, hoy es el del servomotor. "Regulación" es uno de los términos más comúnmente usados en la biología funcional. Pero en otros sectores de la biología, sobre todo en ecología y en el campo de la evolución, no existe una imagen electromecánica simple que sirva de modelo al sistema. En consecuencia, las características abstractas de la vieja metáfora de la máquina continúan condicionando en sentido negativo la comprensión de las causas y de los efectos.

En el segundo capítulo hemos visto un modelo del mundo en el cual existe una fuerza exterior, el ambiente preexistente, que genera los "problemas" que debe resolver el organismo, y también fuerzas externas que, produciendo variaciones, generan las "soluciones" que los organismos dan a los "problemas". Los organismos re-

gistran los cambios autónomos del mundo exterior. En una visión de esta clase, el ambiente externo es la causa, en tanto que la morfología, la fisiología y la conducta que el organismo ha desarrollado son los efectos; y la selección natural constituye el mecanismo en virtud del cual la causa autónoma exterior se traduce en efecto. Pero, como hemos demostrado en el mismo capítulo, esta asimetría entre causas y efectos no corresponde a la relación efectiva que hay entre los organismos y su ambiente. Si los cambios inmediatos de los organismos son el efecto de la selección natural en un determinado ambiente inmediato, esos mismos cambios se convierten a su vez en causas de modificaciones en ese ambiente. En el primer capítulo he afirmado que la codificación de un organismo no está toda en sus genes, porque hay que tener en cuenta el ambiente en que el organismo se desarrolla. Pero todo cuanto dije en el segundo capítulo hace pensar que, paradójicamente, es el ambiente mismo el que está codificado en los genes del organismo, puesto que son las actividades de éste las que construyen el ambiente. Las relaciones entre genes, organismo y ambiente son relaciones recíprocas en las que los tres elementos constituyen tanto causas como efectos. Genes y ambiente son causas de los organismos que a su vez son causas de los ambientes, de manera que los genes llegan a ser también ellos causas del ambiente mediato de los organismos.

El cuadro clásico de la evolución puede pues representarse mediante una pareja de ecuaciones diferenciales en el tiempo:

$$(1)\ dA/dt = f(A)$$

y

$$(2)\ dO/dt = g(O, A)$$

La ecuación (1) afirma que las modificaciones del ambiente con el transcurso del tiempo son función de las variables ambientales, y la ecuación (2), afirma que las modificaciones del organismo son funciones, tanto del ambiente como del estado del organismo en un momento dado.

Como la ecuación (1) es función sólo del ambiente puede resolverse y suministrar una historia completa del ambiente en el tiempo. Si utilizamos esta solución en la ecuación (2) tendremos la historia completa de la evolución del organismo totalmente condicionada por los procesos ambientales autónomos. Pero en realidad la evolución está definida por dos ecuaciones diferenciales acopladas:

(1) $dA/dt = f(O, A)$
(2) $dO/dt = g(O, A)$

En consecuencia, la historia del ambiente y la historia del organismo son función tanto de los ambientes como de los organismos. Las dos ecuaciones deben resolverse juntas, pues constituyen una pareja indisoluble que describe la coevolución de organismo y ambiente, en la cual ambos son causas y efectos.

En lo que se refiere a las causas, debemos considerar una última cuestión que surge ya de la multiplicidad de los nexos causales de los sistemas biológicos, ya de la naturaleza material de sistemas coordinados en el nivel funcional; se trata de la distinción entre causas y agentes (*agencies*). La confusión de causas y agentes es más evidente en la ciencia médica que en ningún otro campo. Comúnmente se habla de algunas causas de muerte que, en las sociedades industriales, son sobre todo las enfermedades cardíacas el ictus y el cáncer. Se hacen enormes esfuerzos por descubrir los mecanismos de estas dolencias con la esperanza de po-

der prevenirlas o curarlas, a fin de reducir la mortalidad. Pero, supongamos que todas las enfermedades cardiovasculares y todas las clases de cáncer pudiesen curarse o prevenirse. ¿Significa esto acaso que ya no moriríamos? En el análisis de las causas, generalmente distinguimos entre causas necesarias y causas suficientes. Si algo es la causa necesaria de cierto efecto, al evitar la causa evitamos también el efecto. La causa suficiente puede eliminarse sin eliminar el efecto, porque algunas otras causas pueden ocupar su lugar. Pero si la causa suficiente está presente, el efecto inevitablemente se producirá. En nuestro caso simplificado, sin embargo, las enfermedades cardiovasculares y el cáncer no son causas necesarias ni causas suficientes de la muerte. Tener una de estas dos enfermedades no significa necesariamente que se morirá de ellas e, inversamente, no tenerlas no es garantía de inmortalidad: esas dolencias no son ni causas necesarias ni causas suficientes de la muerte. Son sólo dos de una amplia gama de causas posibles y directas de muerte. Se puede evitar una de estas posibilidades, pero no todas: si no se muere por una causa, se morirá por otra. Pero, ¿por qué? Si estas causas de muerte son independientes desde el punto de vista funcional, debería ser posible escapar a todas ellas y, por cierto, la medicina implica esta posibilidad sin afirmarla explícitamente. Los representantes de la medicina hablan de "evitar" la muerte curando la enfermedad, pero lo cierto es que tenemos las pruebas del hecho de que la muerte no puede evitarse; si tenemos suerte, podemos tan sólo "postergarla". Y ni siquiera en esto hemos obtenido todo el éxito que cabía esperar teniendo en cuenta los grandes progresos realizados por la fisiología, por la biología celular y por la medicina general en los últimos cincuenta años. En Estados Unidos, la esperanza de vida en el momento del nacimiento de un varón

blanco, desde 1947 hasta hoy, ha aumentado siete años, pero esto no significa que la gente viva mucho más. La duración de la vida no se ha prolongado mucho más y los años de vida adicionales que puede esperar quien escribe, un varón blanco de 69 años, son sólo dos, probablemente porque, si bien es posible intervenir en las causas directas de muerte, no es posible intervenir directamente en la muerte. Debe pues haber una causa de la muerte como fenómeno, distinta de las causas individuales que podríamos considerar "agentes"; estos agentes son las trayectorias alternativas de mediación de una causa fundamental, que obra siempre, por más que siga trayectorias diferentes: si la causa no opera en virtud de un agente, operará en virtud de otro. A la luz de esta consideración, la causa de la muerte es que los organismos son mecanismos electromecánicos constituidos por partes físicas articuladas que, por motivos puramente termodinámicos, tarde o temprano se desgastan, se deterioran y dejan de funcionar. Partes diferentes se deterioran en tiempos diferentes y en individuos diferentes, y algunas partes están más sujetas que otras al deterioro o, para decirlo en el ámbito de la articulación funcional, están situadas en puntos más críticos. Tarde o temprano, mi automóvil terminará en la ruina porque el motor o la trasmisión o la instalación eléctrica se gastarán y dejarán de funcionar. Naturalmente yo podría mantenerlo en actividad sustituyendo continuamente las piezas, pero no estoy seguro de que, cuando todas las partes hayan sido sustituidas, sea posible decir que se trata del mismo automóvil. En los campos de Vermont circula la historia de un hombre quien sostenía que su familia poseía un hacha desde hacía 150 años. Cuando se le preguntaba cómo era posible, respondía que la familia se había preocupado por sustituir siete veces el mango y tres veces la hoja.

La distinción de causas y agentes puede resultar importante cuando abordamos las cuestiones humanas. En la Europa del siglo XIX, las principales "causas" de muerte no eran las enfermedades cardiovasculares o el cáncer, sino las enfermedades infecciosas. De las estadísticas sobre mortalidad resulta que las enfermedades que más muertes provocaban eran la difteria, la viruela, la tuberculosis, la bronquitis, la pulmonía y, en los niños, el sarampión. Desde el momento en que, a principios de la década de 1830, se comenzaron a registrar sistemáticamente estas causas de muerte, la tasa de mortalidad relacionada con ellas estaba ya disminuyendo y en la época de la Primera Guerra Mundial ya se había reducido en un 90%. ¿A qué se debía este gran cambio? No al descubrimiento de los agentes patógenos, porque la declaración hecha por Robert Koch en 1876 de la teoría de los gérmenes como causas de estas enfermedades no había tenido efectos observables en las estadísticas de mortalidad. Tampoco se debía a la introducción de los fármacos modernos, porque el 90 o 95% de reducción de la tasa de mortalidad debida a estas "causas", después de la Segunda Guerra Mundial (cuando se introdujeron los antibióticos) ya se había verificado. Tampoco se debía al mejoramiento de las condiciones higiénicas, puesto que todos esos gérmenes letales tenían como vehículo el aire, no el agua. Tampoco podía deberse del todo a las precauciones tomadas para prevenir la difusión de estas enfermedades. En el siglo XIX el sarampión era la principal causa de mortalidad infantil, pero cuando yo era niño ya nadie moría de sarampión por más que todos los niños lo contrajeran. La explicación más lógica que podemos dar es que, en el curso del siglo XIX, se había registrado una tendencia general al aumento de los salarios reales, una mejora del nivel de nutrición de las poblaciones europeas y una disminución de las

horas de trabajo. Como las personas estaban mejor abrigadas y mejor alimentadas y además tenían más tiempo para descansar de los trabajos más fatigosos, su cuerpo estaba sometido a una menor tensión fisiológica y por lo tanto reaccionaba mejor a los ataques de las infecciones; entonces, aun cuando enfermaban, así y todo sobrevivían. Las enfermedades infecciosas no eran pues causas de muerte, eran tan sólo agentes. En la Europa del pasado, las verdaderas causas de muerte eran las mismas que subsisten hoy en el Tercer Mundo: el trabajo excesivo y la desnutrición. La conclusión que debemos sacar de esta teoría es que la tasa de mortalidad africana no disminuirá gracias a los nuevos descubrimientos de la medicina, sino al aumento de la producción y de los acuerdos internacionales.

La misma distinción entre causas y agentes puede aplicarse a los problemas de la contaminación y de la eliminación de desechos. Cuando la intervención de la población y de la jurisdicción logra detener un particular proceso industrial que envenena a los obreros o destruye los recursos o hace acumular desechos no degradables, la producción adopta otro procedimiento que introduce otros venenos o residuos y consume otros recursos. La fabricación de papel causa la destrucción de ciertos árboles y deja sulfitos en el agua y en el aire. Su sustitución por materiales plásticos consume petróleo y crea un producto final no degradable. Los mineros ya no mueren de enfermedades pulmonares en las minas de carbón porque el carbón ha sido sustituido por el petróleo; sin embargo mueren de cáncer a causa de los humos producidos por las refinerías. Los sulfitos, la deforestación, los desechos no degradables no son las causas del deterioro de las condiciones de vida de los seres humanos, son sólo sus agentes. La causa es la falta de racionalidad de un sis-

tema de producción anárquico introducido por el capitalismo industrial y adoptado por el socialismo industrial. En este caso, como en todos los demás, la confusión entre agentes y causas nos impide alcanzar una visión realista de las condiciones de vida de los seres humanos.

Notas

1. Aun cuando, paradójicamente, la historia propia es importante en el funcionamiento de un reloj, porque éste dará la hora exacta sólo si se ha regulado según la hora exacta en el momento en que se lo puso en marcha.

Fuentes de las ilustraciones

La figura 1.1 está tomada de T. S. Ray, *Growth and heterophylly in an herbaceous tropical vine, "Syngonium (Araceae)"*. Tesis de doctorado. Harvard University, 1981, p. 66, fig. 6.

La figura 1.2 pertenece a J. C. Clausen, D. D. Keck y W.W. Heisey, *Experimental Studies on the Nature of Species*, volumen III, *Environmental Responses of Climatic Races of "Achilleae"*. Washington, Carnegie Institution of Washington, 1948, Publication nº 581, p. 80, fig. 18.

Las figuras 1.3, 1.4, 1.5, 1.6, 1.7, 1.8*a*, 1.8*b*, 1.8*c*, 1.8*d* y 3.1 se reproducen aquí por gentileza del autor.

La figura 2.1 procede de A. S. Romer, *Vertebrate Paleotology*. Chicago, University of Chicago Press, 1945, p. 251, fig. 202.

La figura 3.2 está tomada de D. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska, *Dinosauria*. Berkeley, University of California Press, 1990, p. 596, fig. 29.3.

(viene de pág. 4)

LÍMITES DE LA CIENCIA

IVAR EKELAND	***Al azar*** **La suerte, la ciencia y el mundo**
WILLIAM ASPRAY	***John von Neumann y los orígenes de la computación moderna***
HOWARD RHEINGOLD	***Realidad virtual*** **Los mundos artificales generados por ordenador que modificarán nuestras vidas**
RICHARD FEYMAN Y STEVEN WEINBERG	***Las partículas elementales y las leyes de la física***
HEINZ R. PAGELS	***Los sueños de la razón*** **El ordenador y los nuevos horizontes de las ciencias de la complejidad**
JOËL DE ROSNAY	***La aventura del ser vivo*** **La fascinante saga de la biología: ¿Qué es la vida?**
ERVIN LASZLO	***La gran bifurcación***
RENÉ THOM	***Esbozo de una semiofísica*** **Física aristotélica y teoría de las catástrofes**
I. BERNARD COHEN	***Revolución de la ciencia***
G.J.V. NOSSAL	***Los límites de la manipulación genética***

LÍMITES DE LA CIENCIA

BRUNO VOLLMERT	*La molécula y la vida*
Y. NE'EMAN E Y. KIRSH	*Los cazadores de partículas*
MICHEL CROZON	*La materia prima*
LANGDON WINNER	*La ballena y el reactor* **Una búsqueda de los límites de la era de la alta tecnología**
JACQUES LABEYRIE	*El hombre y el clima*
CLIFFORD M. WILL	*¿Tenía razón Einstein?*
RENÉ THOM	*Estabilidad estructural y morfogéneses* **Ensayo de una teoría general de los modelos**
LUDOVICO GEYMONAT	*Límites actuales de la filosofía de la ciencia*
H. REEVES, M. CAZANAVE Y OTROS	*La sincronicidad* **¿Existe un orden a-causal?**
MICHAEL DISNEY	*El universo oculto* **El misterio de la masa faltante**
S. ORTOLI Y J.P. PHARABOD	*El cántico de la cuántica* **¿Existe el mundo?**
L. LESHAN Y H. MARGENAU	*El espacio de Einstein y el cielo de Van Gogh* **Un paso más allá de la realidad física**

LÍMITES DE LA CIENCIA

PHILIPPE ROQUEPLO	*El reparto del saber* **Ciencia, cultura, divulgación**
S.P. SPRINGER Y G. DEUTSCH	*Cerebro izquierdo, cerebro derecho*
ALBERT JACQUARD	*La ciencia ¿una amenaza?* **Interrogantes de un genetista**